SHOUT
SHARE
IT

Pat 65

590.543
.Z47
n.m.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsechzigster Band

Mit 45 Tafeln und 55 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1901.

590.543
.Z47

Inhalt des neunundsechzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 5. Februar 1901.

Seite

Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha Pall. Von Joh. Meisenheimer. (Mit Taf. I—XIII und 18 Fig. im Text.) 1

Zweites Heft.

Ausgegeben den 15. Februar 1901.

Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Von Julius Gross. (Mit Taf. XIV—XVI und 4 Fig. im Text.) 139

Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Von C. Dawydoff. (Mit Taf. XVII—XVIII und 3 Fig. im Text.) 202

Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien. Von O. Bütschli. (Mit Taf. XIX—XXI und 2 Fig. im Text.) 235

Drittes Heft.

Ausgegeben den 19. März 1901.

Studien über das Nervensystem der Lucernariden, nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe. Von N. Kassianow. (Mit Taf. XXII—XXV und 11 Fig. im Text.) 287

Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Von F. Vejdovský. (Mit Taf. XXVI u. XXVII und 1 Fig. im Text.) . 378

Untersuchungen über Hämosporidien. I. Ein Beitrag zur Kenntnis des Genus Haemogregarina Danilewsky. Von Carl Börner. (Mit Taf. XXVIII.) 398

Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Von Johannes Meisenheimer. (Mit Taf. XXIX und 9 Fig. im Text.) 417

Smithsonian Institution
170161
JUN 15 1901
National Museum

Seite
Die Innervation des harten Gaumens der Säugethiere. Von Eugen Botezat. (Mit Taf. XXX u. XXXI und 1 Fig. im Text.) 429
Kleinere histologische Mittheilungen. Von R. S. Bergh. (Mit Taf. XXXII und XXXIII.) 444

Viertes Heft.

Ausgegeben den 28. Mai 1901.

Über die erste Entwicklung der Krähe (Corvus frugilegus). Von Paul Mitrophanow. (Mit Taf. XXXIV und XXXV und 3 Fig. im Text.) 457
Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Von August Garbe. (Mit Taf. XXXVI und XXXVII.) . . 472
Die Entwicklung der Wirbelsäule der weißen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. Von Armin Weiß. (Mit Taf. XXXVIII und XXXIX und 2 Fig. im Text.) 492
Über die Kiemen der Fische. Von A. Goette. (Mit Taf. XL—XLIII und einer Fig. im Text.) 533
Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles. Von N. Kulagin. (Mit Taf. XLIV.) 578
Über eine neue Holothuriengattung von Neuseeland. Von Adolf Reiffen. (Mit Taf. XLV.) 598

Entwicklungsgeschichte von Dreissensia[1] polymorpha Pall.

Von

Dr. Johannes Meisenheimer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel I—XIII und 18 Figuren im Text.

Unter unseren Süßwassermuscheln nimmt Dreissensia polymorpha eine bemerkenswerthe Sonderstellung ein, in so fern sie in Bau und Entwicklung noch aufs deutlichste ihren Charakter als ursprünglicher Meeresbewohner gewahrt hat. Schon unmittelbar vor der Eiszeit in ganz Norddeutschland weit verbreitet, wurde sie mit Eintritt derselben nach dem Südosten Europas zurückgedrängt, bis sie endlich in historischer Zeit wiederum eine Rückwanderung antrat, deren aktive Bethätigung durch die sich stetig vervollkommnenden Verkehrsmittel und -Wege des Menschen bedeutend erleichtert und unterstützt wurde. Gerade unser Jahrhundert mit seinem ins Enorme gesteigerten Wechselverkehr hat in wenigen Jahrzehnten das erreicht, was Jahrtausende vorher nicht vermochten. Einige Zahlen, die ich der Zusammenstellung E. v. Marten's entnehme, mögen dies bestätigen.

Dreissensia trat im Ural zuerst 1768 auf, 1824 im Donaugebiet, 1825 im deutschen Ostseegebiet, 1826 im Rhein, 1828 im Elbegebiet, etwas früher (1824) in England und endlich Anfang der sechziger Jahre im Loire- und Seinegebiet, so dass sie jetzt über den größten Theil von Europa nördlich der Alpen und Pyrenäen verbreitet sein dürfte.

---

[1] Ich schreibe hier, dem Beispiele einiger anderer Autoren folgend, »Dreissensia« und nicht »Dreissena«, wie der Name von van Beneden zuerst gebildet wurde. Der Name wurde gegeben nach einem belgischen Apotheker Namens Dreissens, »Dreissena« ist demnach entschieden falsch gebildet, und nach § 5 des »Dritten Entwurfes von Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere im Auftrage der Deutschen Zoologischen Gesellschaft« ist die Änderung in den Namen »Dreissensia« wohl berechtigt.

Im reinen Seewasser vermag sie kaum noch zu leben, höchstens noch in Brackwasser, so dass sie also ihrer Lebensweise nach völlig als Süßwassermuschel zu betrachten ist. Wenn aber auch neuere Untersuchungen sie ihrem anatomischen Bau nach eher als Verwandte der Unioniden betrachten möchten und so die früher angenommene Zugehörigkeit zur Familie der marinen Mytiliden in Frage stellen, so zeigt Dreissensia doch in ihrer Entwicklung noch völlig den Typus der marinen Formen. Korschelt wurde zuerst auf die Vermuthung gebracht, dass Dreissensia noch eine frei schwärmende Larve besitzen müsse, und es gelang ihm bald, diese Vermuthung durch direkte Beobachtung zur Gewissheit zu erheben, eine Entdeckung, die kurz nachher eine Bestätigung durch Blochmann erhielt. Während Cyclas und Pisidium die ursprüngliche Larvenform äußerst stark rückgebildet haben, die Unioniden dieselbe sogar gänzlich unterdrückt und durch eine Neubildung, die Glochidiumlarve, ersetzt haben, besitzt Dreissensia noch eine typische Trochophoralarve, die durch ihren Aufenthalt im süßen Wasser noch nichts von ihren Charakteren eingebüßt, sondern bis in die weitgehendsten Einzelheiten ihren ursprünglichen Typus bewahrt hat.

Bevor ich an mein eigentliches Thema herantrete, erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich zunächst Herrn Prof. Korschelt auch an dieser Stelle für die gütige Überlassung dieses zwar schwierigen, aber auch so sehr dankbaren Objektes meinen herzlichsten Dank ausspreche, wenn ich ferner der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg für ihre Unterstützung, welche mir den mehrmonatlichen Aufenthalt auf der biologischen Station zu Plön erleichterte, ehrerbietigst danke, und wenn ich endlich hervorhebe, wie sehr ich Herrn Dr. O. Zacharias, dem Leiter der biologischen Station zu Plön, für die liebenswürdige Unterstützung mit allen Hilfsmitteln der Station bei der z. Th. schwierigen Beschaffung des Materials verpflichtet bin.

Wie ich bereits in einem vorläufigen, kurzen Aufsatze berichtet habe, wurde das Material zu der vorliegenden Untersuchung in den Plöner Seeen gesammelt. Der Fang der Larven geschah mittels des Planktonnetzes, die fast stets reichlich in dem Plankton enthaltenen Larven wurden von den übrigen Bestandtheilen derselben getrennt und konservirt. Eine nähere Schilderung der Laichzeit, die Anfang Juni einsetzt und bis zum Herbste dauert, glaube ich unter Hinweis auf den oben erwähnten Artikel in den vorjährigen Plöner Forschungsberichten an dieser Stelle übergehen zu dürfen.

Nur über die Art der Konservirung will ich das Nothwendigste anführen. Für die Furchungsstadien genügten Sublimat und Pikrinschwefelsäure völlig, zum Studium der Organbildung reichten mir diese Konservirungsflüssigkeiten nicht völlig aus, wesshalb ich ein Osmiumgemisch anwandte, die HERMANN'sche Lösung, die sich mir bereits bei Limax maximus so vorzüglich bewährt hatte und mir auch jetzt die weitaus besten Bilder lieferte. Für die ältesten Stadien wandte ich mit gleich günstigem Erfolge die ZENKER'sche Lösung an. Eine andere Schwierigkeit als die Fixirung war ungleich schwerer zu überwinden. Sowie nämlich die junge Larve Schale und Schalenmuskel entwickelt hat, ist sie äußerst kontraktil, sie zieht sich bei dem geringsten Reize auf einen unentwirrbaren Klumpen innerhalb der Schale zurück und ist so dem Studium nur schwer zugänglich. Durch vorsichtigen Zusatz von Cocaïn gelang es mir schließlich die Larven zu lähmen und in diesem Zustande ausgestreckt zu konserviren. Freilich ist es recht schwierig, dabei genau die Zeit abzupassen, wo die Lähmung gerade vollendet ist und eine Auflösung der histologischen Elemente noch nicht einzutreten beginnt. So kommt es, dass eine ganz untadelhafte Konservirung nur verhältnismäßig selten erreicht, aber bei der kolossalen Menge des vorhandenen Materials genügten diese wenigen Fälle, um mir eine nach vielen Tausenden zählende Menge von Larven aller Altersstadien zu gewähren, deren Konservirung selbst hohen Anforderungen genügen dürften.

I. Furchung.

Die Eier von Dreissensia polymorpha werden, wie die der meisten marinen Lamellibranchier, frei ins Wasser abgelegt, indem sie in kleinen Bällchen, als weißliche Schleimklümpchen erscheinend, von der Muschel ausgestoßen werden, ich kann also die diesbezüglichen Angaben KORSCHELT's voll und ganz bestätigen. Die Eier besitzen keine Hüllen, höchstens sind sie von einem weißlichen Schleim umhüllt, der aber die Eier nur so schwach zusammenhält, dass eine geringe sprudelnde Bewegung sie aus einander stieben lässt. Selbst eine Dottermembran vermag ich an dem abgelegten Eie nicht mehr wahrzunehmen. Wofern es überhaupt eine solche besessen hat, so wurde sie wahrscheinlich sofort beim Ausstoßen aus dem Ovarium abgestoßen, wenigstens lassen ähnliche Angaben von anderen Formen mich Derartiges vermuthen. Yoldia besitzt nach DREW an ihren frisch gelegten Eiern wie Dreissensia keine Spur irgend einer Hülle, Lamellaria perspicua weist nach GIARD zwar am Ovarialei eine Dottermembran auf, nach der Ablage fehlt dieselbe jedoch, in ähnlicher Weise beschreibt Barrois eine Dottermembran (coque) von Mytilus edulis, die sofort beim Ausstoßen des Eies im Wasser verloren geht. Hatschek beobachtete noch am ungefurchten Eie eine Membran, konnte dieselbe aber bereits auf dem zweizelligen Stadium nicht mehr nachweisen, wie er meint, in Folge einer Resorption desselben von seiten des Eiplasmas. Endlich beschreibt auch Lovén eine Dottermembran für die Eier von Modiolaria und Cardium exiguum. Letzteres besitzt sogar außerdem noch eine deutliche weit abstehende Hülle.

Die Süßwassermuscheln besitzen durchgehends eine deutliche Dottermembran, so Cyclas nach Ziegler und Stauffacher und Pisidium nach Ray Lankester. Während sie bei ersterer schon frühzeitig verloren geht, hält sie sich bei letzterem bis zur Gastrulation. Eine besondere Modifikation der Eihülle weist Unio auf. Dieselbe trägt eine wohl entwickelte Mikropyle, die übrigens auch Cyclas aufweist, und umgiebt das sonst völlig nackte Ei in weitem Abstand, eine eiweißartige Flüssigkeit, in welcher das Ei schwimmt, umschließend. Wenn diese Hülle, wie Lillie annimmt, mit der Dottermembran identisch ist, so bleibt jedenfalls das Auftreten der eiweißartigen Flüssigkeit sehr auffallend, da deren Vorhandensein bei den Mollusken in der Regel an sekundäre Hüllen gebunden ist.

Befruchtung und Richtungskörperbildung finden im freien Wasser statt. Abgeschnürt werden normalerweise zwei Richtungskörper, hierauf verschmelzen männlicher und weiblicher Vorkern (Taf. I, Fig. 1), um sich zur ersten Furchungsspindel auszubilden. Das unsegmentirte Ei hat in der Regel einen Durchmesser von 50—60 μ und diese Größe behält der Keim bis zur Ausbildung der Larve bei, ja oftmals sinkt dieselbe, wohl in Folge des Dotterverbrauchs, noch unter 50 μ. Im Allgemeinen sind also die Größenverhältnisse etwas schwankend und dieses Schwanken wird noch verstärkt durch die Wirkung der verschiedenen Reagentien, je nachdem dieselben Schrumpfungen oder Quellungen zum Gefolge haben. Auf diese Weise können die Unterschiede recht bedeutende werden.

Doch kehren wir zurück zu dem unsegmentirten Ei, das in sich die Spindel zur ersten Theilung trägt (Taf. I, Fig. 2.) Dieselbe führt zu einem Zerfalle des Eies in zwei ungleich große Hälften, einer kleineren Zelle (*AB*) und einer größeren (*CD*) (Taf. I, Fig. 3)[1]. Über die Richtung dieser ersten Spindel kann das zweizellige Stadium an sich keine Auskunft geben, wenden wir uns desshalb sofort dem vierzelligen zu. Beim Übergang zu demselben sehen wir in Fig. 4 auf Taf. I zwei schief gerichtete Spindeln in je einer Zelle liegen, beide auf nahezu gleicher Ausbildungsstufe. Vom Standpunkte eines in die Mittelachse des Eies gestellten Beobachters aus sind die Spindeln von links unten nach rechts oben gerichtet, wir bezeichnen nach LILLIE eine derartige Richtung als dexiotrop. Die Richtung der ersten Furchungsspindel lag in rechtem Winkel zu der zweiten, sie war demnach von rechts unten nach links oben gerichtet, oder, kurz gesagt, leiotrop. Ich habe dies in der Stellung der Fig. 4 ausgedrückt.

---

[1] Ich folge in der Nomenklatur der Furchung möglichst der von Wilson und Lillie angenommenen, da dieselbe für den eigenthümlich unregelmäßigen Verlauf der Furchung von Dreissensia ungleich übersichtlicher ist als das System

Das Resultat dieser beiden Theilungen ist also ein vierzelliges Stadium, bestehend aus drei etwa gleich großen, kleineren Zellen (*A*, *B*, *C*) und einer einzigen größeren (*D*) (Taf. I, Fig. 5). Zuweilen nähern sich alle Zellen in ihrer Größe sehr stark, so dass ein fast regelmäßiges vierzelliges Stadium zu Stande kommt, wie es ähnlich LILLIE für Unio vom achtzelligen Stadium erwähnt. Es ist schwer zu sagen, in wie weit ein derartiges Verhalten als pathologisch zu deuten ist, und ob es überhaupt fähig ist, eine normale Larve zu liefern.

Auffallend ist die gleichzeitige Theilung der Makromere und Mikromere des zweizelligen Stadiums, in der Regel finden sich bei den Lamellibranchiern in der Theilung beider Zellen größere oder geringere Zeitdifferenzen. Dies äußert sich auch hier. In vielen Fällen eilt die größere Zelle der kleineren etwas voraus, derart, dass, wenn erstere sich im Stadium der Tochterplatten befindet, letztere gerade die Äquatorialplatte ausgebildet hat. Auch in Fig. 4 ist eine geringe Differenz in dem Auseinanderweichen der Tochterplatten beider Zellen wohl zu erkennen, *CD* ist deutlich etwas voran. Auch bei Unio theilt sich die größere Zelle schneller als die kleinere, umgekehrt ist es bei Teredo, Cyclas, Nereis und anderen.

Aber nochmals müssen wir die beiden Theilungen genauer ins Auge fassen. Die Richtung der ersten Spindel von Dreissensia war leiotrop, die zweite dexiotrop, bei allen übrigen bisher untersuchten Formen, die nicht dem umgekehrten spiraligen Typus angehören wie beispielsweise Physa, ist umgekehrt die erste dexiotrop, die zweite leiotrop. Und Dreissensia gehört dabei durchaus nicht etwa diesem umgekehrten spiraligen Typus an, wie die späteren Theilungen

---

KOFOID's, und dann dadurch die mancherlei Vergleichspunkte mit den Unioniden und Anneliden sich einfacher darstellen lassen.

zeigen werden. Zwar wird bei Beginn der nächsten Theilung dieser Eindruck zunächst noch hervorgerufen, in so fern die Spindel derselben dem Gesetze der abwechselnden Lagerung folgend sich etwas nach links hin wendet (Taf. I, Fig. 8), aber noch ehe die völlige Theilung sich vollzogen hat, erfährt sie eine Drehung nach rechts oben hin (beide Mal vom Standpunkte eines im Centrum stehenden Beobachters aus gerechnet), und nach der Theilung ist die dexiotrope Richtung deutlich ausgeprägt (Taf. I, Fig. 10). Es ist dies ein höchst eigenthümliches Verhalten, in so fern zwei auf einander folgende Spindeln direkt über einander liegen, von nun an nimmt die Furchung regelmäßig denselben Verlauf, als sei die zweite Furchung leiotrop verlaufen, d. h. die dritte ist dexiotrop, die vierte leiotrop u. s. f. Die eben geschilderten Vorgänge sind von Bedeutung für die Art der Benennung, denn es liegt nun naturgemäß C als Theilungsprodukt von $\widehat{CD}$ auf der linken Seite, A als Theilungsprodukt von $\widehat{AB}$ auf der rechten, während bei den anderen Formen, wie Unio, Nereis etc. das Umgekehrte der Fall ist. Es ist dies später stets im Auge zu behalten. Vielleicht hat diese Erscheinung Beziehung zu Beobachtungen, wie sie bei einigen Formen, so namentlich bei Crepidula von Conklin gemacht wurden, dass das eine oder andere Quartett plötzlich eine entgegengesetzte Spindelrichtung bei der Theilung zeigte. Doch geschieht dies bei jenen Formen stets erst auf älteren Stadien (bei Crepidula ist $a_{1\cdot1\cdot2}$ bis $d_{1\cdot1\cdot2}$ ein solches Quartett).

Doch wir griffen der Entwicklung mit der Darstellung dieser Vorgänge etwas vor. Die Ausbildung der eben besprochenen Spindel ist nämlich von höchst eigenthümlichen Erscheinungen, die sich am Eiplasma abspielen, begleitet. Genau am animalen Pole beginnt nämlich ein Plasmahöcker sich vorzuwölben (Taf. I, Fig. 6), der zunächst in kleinen Tropfen vorquellend, allmählich beträchtlich anschwillt (Taf. I, Figg. 7, 8). Ursprünglich steht er ohne jeden Zusammenhang mit der Kernspindel; dieselbe bildet sich in der vegetativen Hälfte von D aus, rückt aber bald animalwärts und tritt schließlich mit ihrer einen Hälfte oder sogar noch weiter in den Plasmahöcker ein (Taf. I, Fig. 7). Es erfolgt sodann die Theilung des Kernes (Taf. I, Fig. 9), und damit verbunden eine Rückwanderung oder Verschiebung der Theilprodukte ins Innere. Der Plasmahöcker verstreicht gleichzeitig mit diesen Erscheinungen (Taf. I, Fig. 9). Wenn sodann die eigentliche Zelltheilung stattgefunden hat, liegt die neu entstandene Zelle rechts von der Mutterzelle am animalen Pole, immer wieder zunächst nur vom Standpunkte eines im Centrum stehenden Beobachters aus gerechnet, in Bezug auf den Embryo selbst liegt sie links, wie wir bald aus einander setzen werden. Die Vorwölbung hat sich wieder völlig ausgeglichen und nichts ist mehr von diesem sonderbaren Vorgange zu bemerken.

Unwillkürlich erinnert derselbe an die Erscheinung, die genauer zuerst von Bobretzky bei Nassa beschrieben wurde und dann von Ilyanassa durch Crampton bestätigt wurde. Und doch ist ein Vergleich beider kaum durchzuführen. Dort — ich diskutire hier nur das vierzellige Stadium, da bei Dreissensia auf dem zweizelligen Stadium nichts Derartiges zu bemerken ist — ist die Theilung der größeren Zelle nur eine scheinbare, indem sich einfach die größere Masse des Dotters als »Dottersack« von der kleineren des eigentlichen Protoplasmas abschnürt, um bald wieder mit ihr zu verschmelzen, hier ist die Theilung eine wirkliche, und während demnach hier nach diesem Vorgang direkt das fünfzellige Stadium fertig ausgebildet auftritt, bleibt dort das vierzellige Stadium noch bestehen. Äußerlich sehen sich beide Vorgänge außerordentlich ähnlich, man vergleiche beispielsweise die Fig. 7 auf Taf. VIII in Bobretzky's Abhandlung mit meiner Fig. 7. Eine völlige Abschnürung ist freilich wohl nicht anzunehmen — darin muss ich Carazzi Recht geben — sondern es ist nur eine tiefgehende Sonderung des dotterhaltigen und dotterarmen Plasmas, eine Verbindungsbrücke wird stets erhalten bleiben, und so mögen Bilder, wie die Fig. 3 Bobretzky's wohl pathologisch sein, im Übrigen bleibt die Erscheinung jedoch bestehen.

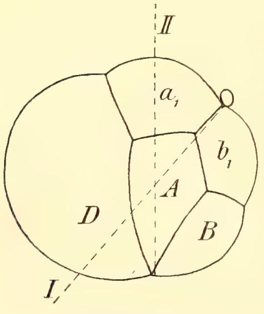
Ähnliche Vorgänge, wie bei Nassa, scheinen aber trotzdem bei Muscheln ebenfalls vorzukommen, wenigstens lässt die Schilderung der Furchung von Modiolaria durch Lovén auf ein ähnliches Verhalten schließen, eben so diejenige Brook's von Ostrea. Weiter verbreitet sind diese Vorgänge endlich noch bei den Anneliden, so bei Myzostoma nach Kostanecki, bei Chaetopterus nach Mead, stets unter denselben Erscheinungen (vorzugsweise auf dem zweizelligen Stadium) auftretend und wieder verschwindend. Mead glaubte zuerst, eine Abstoßung dieses »Dottersackes« nachgewiesen zu haben, erklärte diese Beobachtung jedoch später selbst für einen Irrthum. Eine Erklärung dieser Vorgänge zu geben, dürfte augenblicklich noch recht schwierig sein, nicht weniger schwer als diejenige des Verhaltens von Dreissensia. Nur ein reichhaltigeres Beobachtungsmaterial als das bisher in der Litteratur vorliegende vermag hier wohl Auskunft zu geben.

Doch kehren wir zur eigentlichen Furchung zurück. Die Theilung der größeren Zelle *D* lieferte als ihr erstes Theilprodukt die

Zelle d_1, und unmittelbar ihrer Theilung schließen sich die übrigen drei kleineren an, ohne dieselben komplicirten Verschiebungen durchzumachen. Die Richtung der Spindeln ist von vorn herein dexiotrop, verläuft also völlig normal (Taf. I, Figg. 9, 10). Stets theilen sich alle drei Zellen völlig gleichmäßig, nicht in unregelmäßiger Folge, wie es Lillie von Unio angiebt. Die neuen Theilprodukte nennen wir a_1, b_1, c_1, ihre Lage ergiebt sich aus der Lage ihrer Mutterzellen. Dass der Quadrant D stets vorauseilt, ist eine bemerkenswerthe Thatsache, die sich auch auf späteren Stadien stets wiederholt. Gleich ausgeprägt findet sich diese Erscheinung bei den Unioniden und bei Anneliden.

Das Ergebnis dieses Theilungscyklus ist also ein achtzelliges Stadium von regelmäßigem Bau, vier größere Zellen bilden die untere Seite, und zwischen diesen gelagert vier kleinere die obere Hälfte. Kreuzfurchen, oder wie Conklin sie nennt, Polfurchen sind nur undeutlich entwickelt, selbst auf dem vierzelligen Stadium traf ich sie nie so stark ausgebildet, wie sie Lillie für Unio darstellt, wenn sie auch immerhin vorhanden sind. Bei der Orientirung leisten sie nur sehr geringe Dienste.

Betreffs der Orientirung dieses Stadiums will ich hier vorausgreifend bemerken, dass die große Zelle D die Hinterseite, die spätere Schalendrüsenseite, darstellt, B die Vorderseite, C und A links und rechts. Wir werden noch des öftern darauf zurückzukommen haben, nur auf einen Punkt will ich jetzt noch die Aufmerksamkeit lenken. Die gewaltige Ausdehnung der hinteren Zelle D hat eine starke Verschiebung des animalen Poles nach vorn zur Folge, so dass eine in der Ebene der vegetativen Zellen in deren Berührungspunkte errichtete Normale mit der in gleicher Weise durch den animalen Pol gezogenen einen schiefen Winkel bildet (Textfig. 1). Wir werden diese Verschiebung bald noch weiter zunehmen sehen und später ihre direkten Beziehungen mit der ausgebildeten Larvenform kennen lernen.



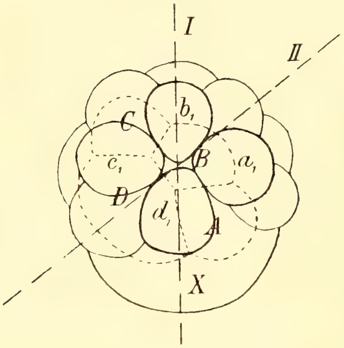
Textfig. 1.
Achtzelliges Stadium von der rechten Seite, die Verschiebung von animalem und vegetativem Pole zeigend.

Doch fahren wir in der Furchung selbst weiter fort. Der nächste Theilungscyklus führt uns über zu dem 16zelligen Stadium, freilich nicht direkt, sondern in einer Reihe einzelner Stufen, deren sämmtliche Spindeln leiotrop gerichtet sind; d. h. also von rechts unten nach links oben. Die erste dieser Stufen führt zum neunzelligen Stadium, dessen Bildung wir in Fig. 12 auf Taf. I vor uns sehen. Eine kleinere vegetative Zelle wird in dem hinteren Quadranten von einer größeren animalen getrennt, erstere bildet den Rest der großen Zelle *D*, letztere stellt das zweite Derivat derselben dar, also d_2. Diese Zelle ist von größter Bedeutung für den weiteren Verlauf der Furchung und den späteren Aufbau der Larve, wir wollen sie nach dem von den Anneliden übertragenen Ausdruck als ersten Somatoblasten und abgekürzt mit dem Zeichen *X* im Anschluss an Wilson und Lillie bezeichnen.

Sehr große Schwierigkeiten bereitet die Darlegung der Theilungen der übrigen Zellen, da diese in ihrer Reihenfolge außerordentlich variiren. Festliegend ist nur das Endziel, das 16zellige Stadium, im Übrigen folgen die Theilungen völlig regellos auf einander, theils im unteren, theils im oberen Quartett. Als Beispiele wollen wir die Figg. 12—14 auf Taf. I und II betrachten. In Fig. 12 sehen wir in *A* und *B* die Kerne sich zur Theilung auflösen, *C* ist in Ruhe, und eine Betrachtung des animalen Poles ergiebt gleichfalls einen ruhenden Kern und drei Spindeln. In Fig. 13 dagegen ist d_1 den übrigen etwas voraus, es folgt dann a_1, b_1 und c_1. *A*—*C* am vegetativen Pole weisen Spindeln auf. In Fig. 14 endlich ist am animalen Pole wiederum d_1 den übrigen etwas voraus, während die vegetativen Zellen *A*, *B* und *C* ungefähr die gleiche Ausbildung der Spindel zeigen. Eigenthümlicherweise zeigt dieses Stadium in *A* einen Triaster, ohne dass im Übrigen die normale Lage der Zellen im geringsten gestört erscheint. Was ich bei diesen Theilungen aber wieder hervorheben möchte, ist das Vorauseilen des Quadranten d_1 am animalen Pole, entsprechend *D* am vegetativen Pole, mag die Differenz dort auch weniger auffallend sein und mag es auch nicht die absolute Regel bilden. Denn einzelne Stadien habe ich angetroffen, wo außer *D* sämmtliche übrigen Zellen genau das gleiche Theilungsstadium aufwiesen. Dies ist der seltenste Fall, häufiger ist schon wenigstens die gleichzeitige Theilung von *A*—*C*. Die Verschiebung des animalen Poles nach vorn ist deutlich wahrzunehmen, sie hat sich sogar noch verstärkt, man vergleiche nur Fig. 14 mit Fig. 11.

Etwas näher betrachten müssen wir uns wieder das 16zellige Stadium, wie ich es in Fig. 15 und 16 auf Taf. II vom animalen und vegetativen Pole dargestellt habe. Nach dem unregelmäßigen Verlaufe der Theilungen selbst ist die jetzt wiedergewonnene Regelmäßigkeit ganz überraschend. Dieselbe entspricht streng dem spiraligen Typus. Zu oberst liegt das Quartett a_1, b_1, c_1, d_1, es folgt sodann zwischen denselben das Quartett $a_{1\cdot1}$, $b_{1\cdot1}$, $c_{1\cdot1}$ und $d_{1\cdot1}$, sodann a_2, b_2, c_2, d_2 und endlich A, B, C, D. Störungen verursacht an der hinteren Seite nur die excessive Entwicklung von d_2, wo die Zelle $a_{1\cdot1}$ auf der rechten Seite etwas aus ihrer Lage gedrängt erscheint.

Weit umfangreicher sind jedoch die Störungen am vegetativen Pole. Gehen wir von den vier Zellen am animalen Pole aus (a_1—d_1), so ist die vegetative Zellenscheibe, bestehend aus A, B, C und D, nunmehr ganz beträchtlich zu ersteren seitlich verschoben, oder mit anderen Worten, eine durch B und D gezogene Linie wird mit der durch b_1 und d_1 gezogenen einen beträchtlichen Winkel bilden (Textfig. 2). Dieses Verhalten, das schon jetzt scharf ausgeprägt ist, erhält sich bis auf späte Stadien, ich kann auf seine Bedeutung erst später eingehen. Ich will hier nur, wiederum vorausgreifend, bemerken, dass ich der leichteren Übersicht halber, wie vorher die Zelle D, so jetzt ihren weitaus größten Bestandtheil, nämlich X, konsequentermaßen als hinten annehmen muss, während sich die übrigen Zellen um sie in der bereits angedeuteten Weise gruppiren. Die oben erwähnte Symmetrieebene des animalen Poles fällt sodann ziemlich genau mit der Halbirungslinie des ersten Somatoblasten zusammen, die des vegetativen Poles dagegen nicht.



Textfig. 2.
Sechzehnzelliges Stadium vom animalen Pole, die Verschiebung beider Pole gegen einander zeigend.

Dieses 16zellige Stadium bildete den letzten, wenn ich so sagen darf, Ruhepunkt in der Furchung, von nun an folgen die Theilungen ununterbrochen auf einander. Bei Unio scheint dieses 16zellige Stadium nur ganz vorübergehend ausgebildet zu sein, da LILLIE direkt das 17zellige Stadium an das 13zellige anschließt.

Die neuen Theilungen heben wiederum an mit dem hinteren Quadranten, indem die Zelle X (d_2) eine Tochterzelle abgiebt, und zwar nach rechts unten, auf dem Wege einer dexiotropen Theilung (Taf. II, Fig. 17). Die neugebildete Zelle, welche wir als erstes Derivat von X mit dem Zeichen x_1 versehen wollen, schließt sich ihrer Lage nach unmittelbar an D an, dieselbe in Gemeinschaft mit A, B, C und c_2 umschließend.

Die untere Hälfte des Eies verlassend müssen wir nun unsere Aufmerksamkeit dem animalen Pole zuwenden, an dem sich eine Anzahl wichtiger Theilungen vollzieht, eingeleitet durch die Theilung von $d_{1\cdot 1}$ (Taf. II, Fig. 24), der sich bald die von $a_{1\cdot 1}$, $b_{1\cdot 1}$ und $c_{1\cdot 1}$ anschließen. Die Richtung der Spindeln verläuft von links unten nach rechts oben, ist also dexiotrop. In diesen Theilungscyklus schiebt sich zeitlich ein zweiter ein, nämlich derjenige des direkt den animalen Pol bildenden Quartetts. Derselbe beginnt mit d_1, es folgen a_1 und c_1 und schließlich b_1 (Taf. III, Fig. 25). Bei allen diesen Theilungen ist der zeitlich frühere Eintritt der Theilung in dem hinteren Quadranten offenbar, es folgen sodann rechte und linke Seite, wobei erstere in der Regel ein wenig vor der letzteren voraus ist, und endlich vollendet der vordere Quadrant den Cyklus. Dies ist wenigstens das Verhalten in der Mehrzahl der Fälle, eine Variation innerhalb gewisser Grenzen kann ich jedoch nicht in Abrede stellen. Es standen mir beliebige Mengen aller dieser Stadien zur Verfügung, ich habe stets eine größere Zahl genau untersucht und aufgezeichnet, aber es würde von nur geringem Interesse sein, sich hier noch weiter in einzelnen Beispielen zu verbreiten. Es genügt mir, nochmals hervorzuheben, dass die oben gegebene Reihenfolge der einzelnen Quadranten nicht durchaus unveränderlich fixirt ist, so kann z. B. der vordere Quadrant den rechten oder linken überholen, am häufigsten wiederum den letzteren, nie aber erstreckt sich die Variation so weit, dass der hintere Quadrant vor den übrigen zurückbliebe.

Diese Theilungen haben die Zahl der ersten Ektodermgeneration auf 16 erhöht, ihr stehen neun andere Zellen gegenüber, von denen nur vier dem eigentlichen vegetativen Pole angehören, so dass noch fünf Zellen zurückbleiben, die ausschließlich der zweiten Ektodermgeneration angehören, einschließlich der des ersten Somatoblasten und dessen erstem Derivate x_1. Hierzu treten nun noch zwei neue Zellen, die während der eben beschriebenen Vorgänge am animalen Pole sich am vegetativen Pole ausgebildet haben. Die eine derselben wird dargestellt durch d_3 (Taf. II, Figg. 18, 20), die erste Zelle der dritten Ektodermgeneration bildend. Die Richtung der Theilungsspindel entspricht derjenigen von x_1, ist also dexiotrop. Die zweite Zelle, um welche es sich hier handelt, wird wiederum von X abgeschnürt, aber nun nach der x_1 gegenüberliegenden Seite, d. h. also nach links unten, auf dem Wege einer leiotropen Theilung. Ihrer Lage nach schließt sie sich dicht an das kurz vor ihr gebildete d_3 an, so dass die Zelle D nunmehr von einem Kranze kleinerer Zellen umgeben ist, der nur noch eine kurze Berührungsstrecke mit X frei lässt. Es sind diese Zellen, rechts beginnend, x_1, A, B, C, c_2, d_3 und endlich x^2.

Ohne sich völlige Ruhe zu gönnen, setzt der Keim seine Theilungen fort, zunächst einige weniger wichtige vollziehend, welche zum Zerfall von c_2 in $c_{2 \cdot 1}$ und $c_{2 \cdot 2}$ führen und x_1 in $x_{1 \cdot 1}$ und $x_{1 \cdot 2}$ zerlegen. Von dem Quartett der zweiten Ektodermgeneration hatte sich bis jetzt nur $d_2 = X$ wiederholt getheilt, es folgt also nunmehr c_2 (Taf. II, Fig. 21), während a_2 und b_2 noch in Ruhe verharren, ein Zustand, der sich erst auf einem weit älteren Stadium ändern wird. Die Theilung von x_1 (Taf. II, Fig. 22) bietet kein besonderes Interesse dar.

Die eben erwähnte Theilung hat sich noch nicht völlig vollzogen, so folgen die vegetativen Zellen nunmehr dem Beispiele von D zur Vollendung der dritten Ektodermgeneration durch Abgabe je einer neuen Zelle, a_3, b_3, c_3. A ist in der Regel den übrigen etwas voraus, es folgen sodann B und endlich C (Taf. II, Figg. 22, 23). Diese Regel gilt wiederum nicht unbedingt, zuweilen sind B und C der Zelle A voraus, oder auch wieder B allein den beiden anderen.

Den unteren Pol verlassend kehren wir zum animalen Pole zurück, an dem sich jetzt eine Anzahl der bedeutungsvollsten Theilungen abspielt. Vorweg nehmen wir zunächst die erneute Theilung von x, welche ein drittes Derivat dieser mächtigen Zelle, x_3, liefert (Taf. III, Fig. 26). Dieselbe wird nahezu in der Medianebene nach dem animalen Pole hin abgegeben, später ist jedoch deutlich zu erkennen, dass die betreffende Zelle sich etwas nach rechts verschiebt und diese Lage konstant beibehält (Taf. III, Figg. 27, 28).

Von größerer Wichtigkeit aber sind für uns augenblicklich die Zellen des animalen Poles. Dieselben erfahren eine plötzliche, bedeutende Vermehrung von 16 auf 25 Zellen, hervorgerufen durch die Theilung von d_1, sowie die Theilungen des ganzen Quartetts $_{1 \cdot 1 \cdot 1}$ und $_{1 \cdot 1 \cdot 2}$. Eingeleitet werden dieselben durch d_1, dessen Spindel nahezu äquatorial liegt und zur Bildung von $d_{1 \cdot 3}$ führt (Taf. III, Figg. 26, 27). Es folgt sodann zunächst wieder der hintere Quadrant der beiden übrigen Quartetts, und sodann der Rest (Taf. III, Figg. 26—28). Im Einzelnen ist noch zu bemerken, dass in der Regel das Quartett $_{1 \cdot 1 \cdot 2}$ dem näher am animalen Pole gelegenen $_{1 \cdot 1 \cdot 1}$ etwas voraus eilt, während andererseits vordere und rechte Seite der linken voraus sind. Auch diese Regel bedarf der Einschränkung einer Variation innerhalb gewisser Grenzen. Am größten ist dieselbe innerhalb der einzelnen Quartetts in Rücksicht auf die einzelnen Quadranten, sehr gering dagegen nur im Verhältnis der beiden Quartetts zu einander, $_{1\cdot 1\cdot 2}$ pflegt sich in den weitaus meisten Fällen zuerst zu theilen. Auf die Bedeutung dieser starken Zellvermehrung am animalen Pole müssen wir später ausführlich zurückkommen.

Etwa gleichzeitig oder kurz auf diese Theilungen folgen einige weitere näher am unteren Pole. Von hohem Interesse sind zunächst die Theilungen von b_2 und a_2. Diese zweite Ektodermgeneration zeigt die größte zeitliche Differenz hinsichtlich der Theilung ihrer einzelnen Quadranten. Die erste Theilung fand nach dem 16zelligen Stadium statt unter Bildung von x_1 oder $d_{2\cdot 2}$. Es folgte sodann c_2 nach dem 27zelligen Stadium unter Bildung von $c_{2\cdot 1}$ und $c_{2\cdot 2}$. Jetzt erst nach dem 42zelligen Stadium erfolgt die Theilung der beiden noch übrigen Quadranten a_2 und b_2 in $a_{2\cdot 1}$, $a_{2\cdot 2}$, bezw. $b_{2\cdot 1}$ und $b_{2\cdot 2}$. Die Richtung der Spindel ist in allen vier Quadranten deutlich erkennbar dieselbe (Taf. III, Fig. 29), nämlich dexiotrop.

Von größerer Wichtigkeit für die Differenzirung des Keimes ist jedoch eine nahezu gleichzeitig sich vollziehende Theilung direkt am vegetativen Pole, ich meine diejenige von D zur Abgabe einer vierten Generation. D zerfällt durch diese Theilung in eine vordere kleinere und eine hintere größere Zelle, welch letztere gegen erstere etwas nach rechts verschoben erscheint (Taf. III, Figg. 30, 29). Die neugebildete Zelle d_4 nimmt gegenüber allen anderen eine ähnliche Sonderstellung ein, wie schon vorher der erste Somatoblast, wir wollen diese Zelle vorläufig als zweiten Somatoblasten bezeichnen, wiederum die Nomenklatur der Anneliden zu Rathe ziehend, abgekürzt $= M$.

Eine weitere Theilung, auf die ich besondere Aufmerksamkeit lenken möchte, spielt sich wiederum an X ab. Dieselbe giebt vor ihrer ersten Bilateraltheilung noch eine letzte Zelle ab, x_4, deren Theilungsspindel höchst eigenthümliche Lageverschiebungen durchzumachen hat. Dieselbe liegt nämlich zumeist völlig horizontal, in ihrer Äquatorialplatte genau die spätere Symmetrieebene kennzeichnend, so dass wir hier scheinbar die Spindel zur ersten Bilateraltheilung vor uns haben (Taf. III, Fig. 30), aber eben nur scheinbar, denn mit der Ausbildung der Tochterplatten erfährt die Spindelachse eine Drehung, so dass sie schließlich schräg von rechts hinten und oben nach links vorn und unten gerichtet ist (Taf. III, Fig. 31). Dem entsprechend liegt das neu entstandene Produkt von X als x_4 in der Lücke zwischen x_2 und x_1, so dass X und M, die beiden Somatoblasten, nunmehr gänzlich durch eine Zellenreihe von einander getrennt sind.

Ehe wir uns den erneuten Theilungen beider Somatoblasten zuwenden, die zur scharfen Ausprägung der bilateralen Symmetrie des Keimes führen, will ich erst noch einige untergeordnete Theilungen anführen, um das Gesammtbild zu ergänzen. Die eine dieser Theilungen bezieht sich auf $c_{2\cdot2}$, dieselbe entspricht innerhalb ihres Quartetts derjenigen von x_1, in welcher Zelle wir ja den Repräsentanten von $d_{2\cdot2}$ vor uns haben. Die erwähnte Theilung führt zur Bildung von $c_{2\cdot2\cdot1}$ und $c_{2\cdot2\cdot2}$ (Taf. III, Figg. 32 und 33). Die Theilung der übrigen zu diesem Quartett gehörigen Quadranten habe ich nicht mehr zu verfolgen vermocht.

Die zweite, noch anzuführende Theilung ist diejenige von $x_{1\cdot1}$ (Taf. III, Figg. 33, 34). Sie ist zeitlich bereits nicht mehr völlig scharf präcisirt, so sehen wir sie in Fig. 33 sich vor der bilateralen Theilung von x vollziehen, in Fig. 34 nach derselben. $x_{1\cdot1\cdot2}$ schiebt sich dabei allmählich an $x_{1\cdot2}$ vorbei, bis es schließlich M erreicht und nun an der Umgrenzung derselben Theil nimmt, seinerseits umschlossen von $x_{1\cdot2}$, $x_{1\cdot1\cdot1}$ u. A. (Taf. III, Fig. 35).

Etwas vorgreifend muss ich endlich hier zunächst noch einige weitere Veränderungen am animalen Pole anführen, welche die Zellen der ersten Ektodermgeneration wiederum um vier vermehren, so dass dieselben alsdann die Zahl 29 erreichen. Wir hatten oben gesehen, dass die Quartetts $_{1\cdot1\cdot1}$ und $_{1\cdot1\cdot2}$ sich völlig getheilt hatten, dass ferner d_1 eine erneute Theilung unter Bildung von $d_{1\cdot3}$ erfahren hatte, jetzt vollendet das letztere Quartett seine Theilung unter Bildung von $a_{1\cdot3}$, $b_{1\cdot3}$, $c_{1\cdot3}$ (Taf. IV, Fig. 37). Gleichzeitig beginnt auch das letzte der vier ursprünglichen Quartetts in die Theilung einzutreten, wiederum ist es der hintere Quadrant $d_{1\cdot2}$, welcher den übrigen vorauseilt, die beiden neuen Zellen $d_{1\cdot2\cdot1}$ und $d_{1\cdot2\cdot2}$ bildend. Die Spindel liegt genau eben so wie vorher diejenige von d_1 gelegen hat, d. h. nahezu äquatorial (Taf. IV, Fig. 37). Die Theilung der drei noch übrigen Zellen des betreffenden Quartetts zu verfolgen, scheiterte an der immer unsicherer werdenden Diagnosticirung der einzelnen Zellen, da jede Orientirungsmarke am animalen Pole verloren geht. Bereits auf dem abgebildeten Stadium von Fig. 37 habe ich auf eine genaue Bezeichnung der meisten Zellen verzichtet. Ohne dass es zur Ausbildung regelmäßig angeordneter Zellkomplexe käme, wie beispielsweise bei den Anneliden und Prosobranchiern, treten sich stets steigernde Verschiebungen auf, so dass wir schließlich nur noch zwei Komplexe innerhalb der ersten Ektodermgeneration festzuhalten vermögen, eine centrale Zellenplatte direkt am animalen Pole und einen dieselbe umgebenden Ring von Zellen, im Wesentlichen bestehend aus den Quartetts $_{1\cdot1\cdot1}$ und $_{1\cdot1\cdot2}$.

Doch kehren wir zum unteren Pole zurück. Zwei Theilungen sind es vor Allem, die jetzt unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken, die ersten Bilateraltheilungen der beiden Somatoblasten. Fassen wir zunächst Fig. 33 und 34 auf Taf. III ins Auge. In ersterer Figur tritt eine Spindel in X auf, während $x_{1\cdot1}$ sich eben in Theilung befindet, alles Übrige ist in Ruhe. Diese Theilung zerlegt X in zwei bilaterale Hälften, wie Fig. 34 zeigt. Unmittelbar auf diese Theilung des ersten Somatoblasten folgt diejenige des zweiten (Taf. III, Fig. 34) und zerlegt auch M in zwei bilaterale Hälften, wie beispielsweise Fig. 38 auf Taf. IV zeigt.

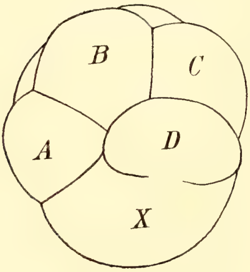
Diese eben geschilderte Zeitfolge der beiden Spindeln auf einander scheint der normale Gang der Entwicklung zu sein, daneben liegt mir aber eine zweite Serie von Präparaten vor, welche denselben etwas anders darstellen, ohne dass ich Grund hätte, den einen oder anderen beider Typen für anormal zu halten. Nämlich in Fig. 35 auf Taf. III tritt eine bilateral gerichtete Spindel in M vor der Theilung von X auf und in Fig. 36 erfolgt thatsächlich die Theilung von X erst nach der Theilung von M. Der Komplex der Derivate von X erscheint auf dieser Fig. 36 sehr stark ausgedehnt, in Folge einer bedeutenden Abflachung, welche die Zellen durch innere vorübergehende Vorgänge erlitten haben, auf die ich weiter unten kurz im Zusammenhange zu sprechen komme.

Ein derartiges schwankendes Verhalten, wie wir es eben in dem Auftreten der beiden ersten Bilateraltheilungen wahrgenommen haben, nöthigt uns, eine immer größer werdende Variation der Zellfolge innerhalb der bisher ziemlich fest umschriebenen Grenzen anzunehmen, zumal uns eine Betrachtung anderer Zellkomplexe Ähnliches lehrt. In Fig. 33 hat die Zelle $x_{1\cdot1}$ die Theilung der Tochterplatten bereits vollzogen, während X sich erst zur Theilung anschickt, in Fig. 35 ist sie bereits völlig getheilt, während M die Spindel zur Bilateraltheilung angelegt hat, und in Fig. 34 endlich befindet sie sich erst in Vorbereitung zur Theilung, während X schon völlig bilateral getheilt ist und M sich eben theilt.

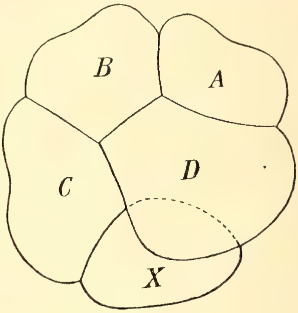
Aber trotz aller dieser Differenzen wird durch diese Theilungen stets ein Endstadium erreicht, welches an dem Keime zwei Paare bilateral getheilter Zellen erkennen lässt, welche durch einen Zellenstreifen, die Derivate von X, getrennt erscheinen. In Fig. 36 habe ich versucht, dieselben noch möglichst ungezwungen auf ihre ursprüngliche Lage zurückzuführen, später ist dies in Folge starker Verschiebungen kaum mehr möglich. Aber festzuhalten ist, dass jetzt an dem Keime die bilaterale Symmetrieebene scharf ausgeprägt ist, sie wird genau durch die Scheidungslinie je zweier der bilateral gelegenen Zellen gekennzeichnet.

Von hier wird es jetzt wohl an der Zeit sein, einen kurzen Blick rückwärts zu werfen, um die Beziehungen der so eben gewonnenen Symmetrieebene zu den jüngeren Stadien zu erläutern. Als Fixpunkt dienen uns die bilateral gelegenen Zellen von X. Entsprechend ihrem späteren Schicksal als Schalendrüsenzellen, ein Faktum, das ich hier vorausgreifend als bewiesen annehme, liegen sie an der hinteren, oberen Seite des Keimes, und demgemäß müssen wir auch der einfachen ungetheilten Zelle X diese Lage zuweisen. Meine sämmtlichen Figuren sind nach dieser Auffassung orientirt. Von diesem Fixpunkte ausgehend müssen wir nun versuchen, die übrigen Zellkomplexe um denselben zu gruppiren. Zunächst der animale Pol. Derselbe weist eine gewisse Asymmetrie darin auf, dass ein Derivat von X, x_3, sich dem Zellenkomplexe der ersten Ektodermgeneration auf der rechten Seite angeschlossen hat. Es ist dies eben dieselbe Stelle, wo sich X bei seiner Bildung eindrängte und $a_{1 \cdot 1}$ etwas nach rechts hin verschob. Die übrigen Verlagerungen des animalen Poles gegenüber der Symmetrieebene sind nur ganz geringe. Betreffs einzelner Figuren will ich hier hinzufügen, dass die scheinbar starke Verschiebung (z. B. auf Figg. 27 und 28) nur darauf beruht, dass der Keim zur klareren Übersicht etwas nach rechts übergerollt ist. Auf jüngeren Stadien (Figg. 13, 15, 24) ist die fast genau in Kreuzform geordnete Lage von a_1—d_1 sofort in die Augen springend, auf späteren aber erleiden sie eine bestimmte, ganz konstante Verschiebung, in so fern nun nicht mehr d_1 hinten, a_1 und c_1 zu beiden Seiten, b_1 vorn liegt, sondern vielmehr $d_1 + a_1$ hinten, $b_1 + c_1$ vorn (Figg. 27, 28), also etwa derselben Lage entsprechend, wie sie auf dem achtzelligen Stadium ausgeprägt war. Ich lege diesen Verschiebungen keine große Bedeutung bei, mehr dagegen denen des vegetativen Poles. Wir sahen, wie hier von Anfang an das vegetative Zellenquartett gegenüber dem animalen eine Drehung erfuhr, so dass die durch D/B geführte Linie schräg zu einer solchen durch d_1/b_1 gezogen lag. Von X aus gerechnet lag D also sodann schräg nach links unten (Fig. 16). Dieses Verhältnis der gegenseitigen Lage erhält sich sehr prägnant durch eine ganze Reihe von Stadien (Figg. 20 bis 23 und andere). Eine Änderung erleidet dasselbe jedoch durch die Bildung von *M*, welche von der Zelle *D* nur einen kleinen Rest zurücklässt. Die Spindel dieser Theilung ist, wenn man den Keim außerhalb stehend von hinten betrachtet, von links vorn nach rechts hinten gerichtet. Auf diese Weise wird also *M* wieder von der Verschiebung, die *D* nach links erlitten hatte, in die Symmetrieebene zurück verlagert, und so erklärt es sich, dass die erste bilaterale Theilung von *X* und *M* dieselbe bilaterale Symmetrieebene zu markiren vermag. Leichter ist der Vorgang zu verstehen, wenn man von *X* als der Mutterzelle ausgeht, dieselbe Zelle als in der bilateralen Symmetrie liegend angenommen. Dann giebt *X* zunächst die Zelle *D* nach der linken Seite ab, welche Zelle demnach ganz entsprechend der obigen Schilderung auf die Seite zu liegen kommt. Jetzt bei der Bildung von *M* wird diese seitliche Verlagerung wieder aufgehoben, indem nun der größere Theil von *D* wieder nach rechts hinüber in die Symmetrieebene als *M* geschoben wird. Nur die schon früher gebildete Zelle d_3 und *D* selbst bleiben außerhalb derselben liegen. *M* und *X* zusammengenommen bilden den weitaus größten Theil der ursprünglichen großen Zelle *D*, und nimmt eben diese Hauptmasse jetzt den hinteren Bezirk des Körpers ein, so ist es naturgemäß, auch in der noch ungetheilten großen Zelle des achtzelligen Stadiums und weiterhin des vierzelligen Stadiums den hinteren Theil des Keimes zu erblicken. Nimmt aber *D* auf dem vierzelligen Stadium den hinteren Pol ein, so muss *B* den vorderen Theil des Keimes, *A* und *C* die seitlichen Hälften bilden. Die beiden ersten Furchungsebenen müssen demnach schräg zur Symmetrieebene geneigt sein. Vom vierzelligen Stadium aus uns rückwärts wendend, erkennen wir nun, dass das zweizellige Stadium, in den späteren Furchungskeim einbeschrieben, eine schräge Richtung annehmen muss, die größere Zelle nach links hinten, die kleinere nach rechts vorn gerichtet. Nur so wenigstens lässt sich aus ihm das vierzellige Stadium mit den schräg gerichteten Furchungsebenen ableiten, und damit sind die späteren Bezirke des Keimes gegeben von dem Augenblicke an, wo die erste Furchungsspindel sich in der Richtung von links hinten nach rechts vorn im noch ungefurchten Keime eingestellt hat.

Diese Deduktionen lassen sich noch weiter ausführen durch einen Vergleich mit anderen Formen. Ich greife Nereis heraus. Nach WILSON ist das vierzellige Stadium bei diesem Anneliden derart orientirt, dass *D* und *C* hinten, *A* und *B* vorn liegen, die beiden ersten Furchungsebenen also mit der späteren Median- und Querebene zusammenfallen. Dieser Gegensatz beider Formen lässt sich sofort erklären, wenn wir obige Ausführungen zu Hilfe nehmen. Als Fixpunkt haben wir in beiden Fällen die Lage von X auf der Hinterseite des Keimes, mag dieselbe nun sofort vollendet ausgeprägt sein, wie bei Dreissensia, oder mag sie zunächst noch eine kleine seitliche Verlagerung aufweisen, wie bei Nereis. Nun ist bei Nereis der erste Somatoblast weit kleiner als die zurückbleibende Makromere D, nur ein kleiner Theil der Zelle D des vierzelligen Stadiums wird also an dem Aufbau der späteren Hinterseite der Larve Theil haben, der größere wird seitlich liegen bleiben, daher die oben angegebene Orientirung des vierzelligen Stadiums. Umgekehrt ist es bei Dreissensia, hier liefert der weitaus größere Theil der Zelle D die Hinterseite, also ist die andere Orientirung am Platze. Die Textfigg. 3 und 4 werden diese Ausführungen noch deutlicher machen. Wir sehen dieselben außerdem noch an anderen Anneliden bestätigt. Bei Amphitrite sind die Makromeren weniger umfangreich als der erste Somatoblast und sofort giebt Mead dem vierzelligen Stadium dieselbe Orientirung, wie ich sie für Dreissensia angegeben habe. Die Lage der vier vegetativen Zellen auf späteren Stadien wird durch die verschiedene Orientirung des vierzelligen Stadiums nur wenig beeinflusst, dieselbe ist schon auf dem 16zelligen Stadium bei Dreissensia ganz dieselbe wie bei Nereis, in Folge der Verschiebungen, die mit der Bildung des ersten Somatoblasten zusammenhängen und die oben eingehend geschildert sind.



Textfig. 3.



Textfig. 4.

Fig. 3. Übergang zum neunzelligen Stadium von Dreissensia. Vom vegetativen Pole gesehen.
Fig 4. Neunzelliges Stadium von Nereis im Übergang zum 16zelligen Stadium. Nach einer Figur Wilson's. Vom vegetativen Pole gesehen.

Eine tiefere allgemeine Bedeutung der beiden ersten Furchungsebenen für die späteren Organisationsverhältnisse der Larve ist also wohl kaum anzunehmen, das beweisen schon die außerordentlich verschiedenen Angaben. Wie eng ihre Orientirung mit den Eigenthümlichkeiten des Furchungskeimes in jedem einzelnen Falle zusammenhängt, das glaube ich gerade durch die obigen Ausführungen am besten bewiesen zu haben. Übrigens schreiben auch WILSON und CONKLIN der Lage der ersten Furchungsebenen eine nur untergeordnete Rolle zu.

Nach dieser längeren Abschweifung kehren wir nun zur weiteren Furchung des Keimes zurück. Wir verließen dieselbe unmittelbar nach der Ausbildung der bilateralen Symmetrie von X und M. Es wird nunmehr unsere Hauptaufgabe sein, das Schicksal der beiden Somatoblasten weiter zu verfolgen, da dieselben zwei wichtigen Organkomplexen den Ursprung geben. Die nächste Theilung vollzieht sich an X, indem beide bilateral gelegene Zellen gleichzeitig ein kleineres Derivat nach derselben Seite hin abgeben, und zwar nach rechts, wir nennen beide x_5. Auffallend ist, dass jetzt plötzlich die Bilateraltheilung wiederum von einer spiraligen unterbrochen wird, wie Fig. 38 auf Taf. IV deutlich zeigt.

Eine ganz ähnliche Theilung macht auch der zweite Somatoblast, M, durch, er giebt je eine kleinere Zelle nach vorn und auf die linke Seite ab, ebenfalls noch einmal den spiraligen Theilungsmodus aufweisend (Taf. IV, Fig. 39 m). Nach Abgabe dieser kleinen Elemente enthalten beide Somatoblasten nunmehr je eine geschlossene Organanlage in sich, und zwar, um es kurz zu sagen, X/X die Anlage der Schalendrüse, M/M Theile des Mesenchymmuskelgewebes. Die weitere Vermehrung beider äußert sich nun in einer Anzahl auf einander folgender Bilateraltheilungen, so zunächst in X auf Fig. 40, wobei stets die eine Seite der anderen in der Theilung voraus eilt, ein Verhalten, das auch LILLIE bei Unio zu konstatiren vermochte, dann in M (Fig. 42), sodann wiederum in X (Fig. 43), auch jetzt mit größeren Zeitdifferenzen der beiden symmetrisch gelagerten Zellen. Später folgt sodann wieder M, bis die Theilungen durch die Formveränderungen des betreffenden Organs oder Organkomplexes sich wieder unregelmäßiger gestalten.

Es wird jetzt an der Zeit sein, etwas genauer das Schicksal der einzelnen bisher besprochenen Zellenkomplexe ins Auge zu fassen, und den Antheil klar zu legen, welchen dieselben am Aufbau der Larve nehmen. Ich verweise bei dieser Betrachtung vor Allem auf die beigegebene Skizze von Fig. 48 auf Taf. IV, welche uns den Keim, so weit wir ihn bis jetzt etwa verfolgt haben, in seinen einzelnen Regionen gesondert darstellt. Ich habe hierzu direkt das

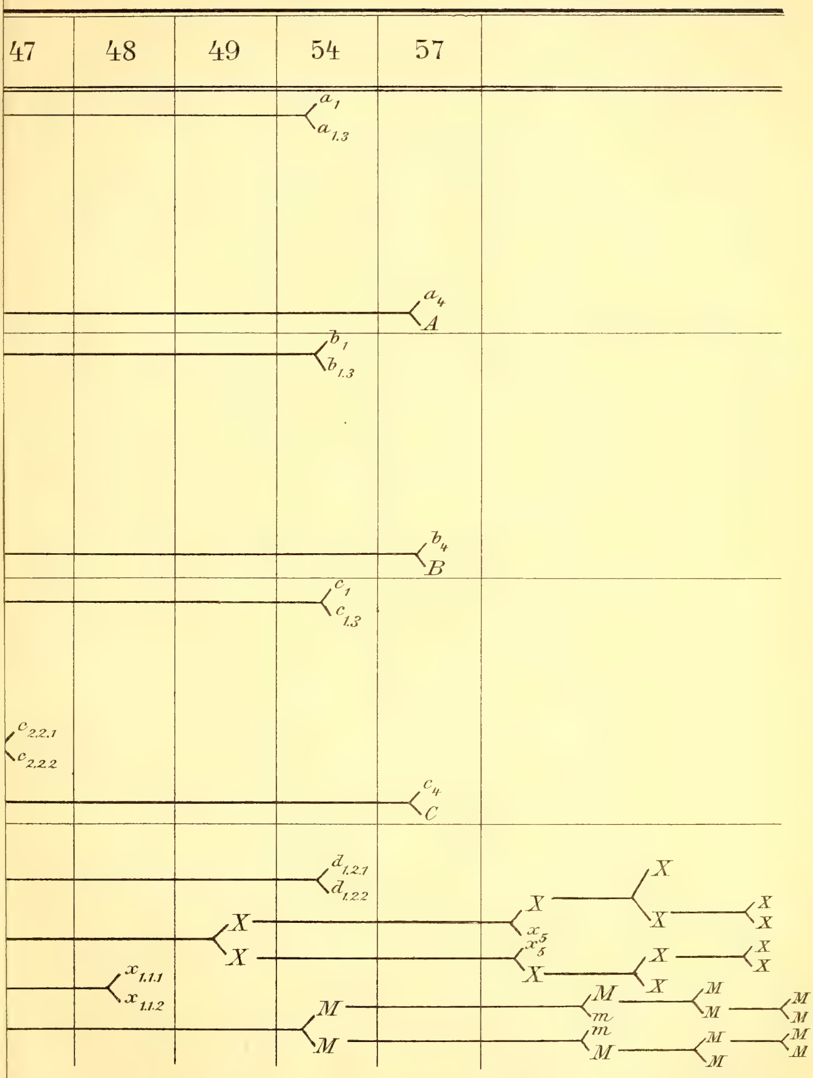
Stadium von Fig. 42 mit ganz geringfügigen Modifikationen gewählt. Vermag ich auch nicht mehr von jeder einzelnen Zelle mit absoluter Sicherheit ihre Zugehörigkeit anzugeben, die einzelnen Komplexe bestehen sicherlich in dieser Anordnung, mag die eine oder andere Zelle immerhin auch vielleicht eine etwas andere Stelle beanspruchen. Wir zählen im Ganzen neun verschiedene Komplexe, die wir nun in ihrer weiteren Ausbildung begleiten wollen.

Die erste Ektodermgeneration (in der Figur gelbgrün gehalten) hat bis zu dem zuletzt geschilderten Stadium die bei Weitem größte Zahl von Zellen erreicht. Aus ihr leiten sich Scheitelplatte und Velum ab, und zwar wird letzteres dem Hauptantheile nach gebildet von der Randzone (auf der Figur dunkler gehalten), also den Zellenkomplexen $_{1.1}$ nebst deren Derivaten, während die Scheitelplatte aus den direkt den animalen Pol bildenden Zellen ihren Ursprung nehmen muss. Besonders beachtenswerth ist die schiefe Lage des ganzen Komplexes. Dieselbe besteht bereits seit dem achtzelligen Stadium, und wir werden später sehen, wie das Velum genau dieselbe Lage in der Organisation der ausgebildeten Larve besitzt.

Auf die erste Ektodermgeneration erfolgt die Abschnürung einer zweiten und dritten (blau und grün gehalten auf der Figur), und nichts hindert uns daran, noch eine vierte oder selbst fünfte anzunehmen (auf der Figur hellbraun gehalten), deren Bildung wir in Fig. 39 vor uns sehen, während eine vierte ihre Entstehung unmittelbar nach den ersten Bilateraltheilungen nahm. Lillie will zwar für Unio nur drei Ektodermgenerationen gelten lassen, ich vermag bei diesen dotterarmen Eiern eine derartige strenge Sonderung nicht durchzuführen, es könnte allein die Rücksicht auf andere Formen mit dotterreichen Eiern bestimmend wirken, da hier in der That eine solche Scheidung auftritt. Ich muss diese Worte Carazzi gegenüber unbedingt aufrecht erhalten, denn nichts würde der Forschung verderblicher sein als die Anwendung reiner Analogieschlüsse. Wird der Beweis der drei Ektodermgenerationen für die in Frage kommenden Formen, wie er Lillie sowohl wie mir unmöglich war, erbracht — gut, bis dahin dürfen wir aber den Zweifel nicht unterdrücken. Die Mangelhaftigkeit der Beweisführung Fujita's gebe ich dagegen Carazzi vollkommen zu. In neuester Zeit giebt übrigens Viguier für Thetys ebenfalls vier Ektodermgenerationen an, aber leider fehlt auch hier das allein beweisende Spindelstadium. Jedenfalls liefern aber die nun folgenden Ektodermgenerationen die vorderen und seitlichen Regionen des Körpers, wenn wir von dem ersten

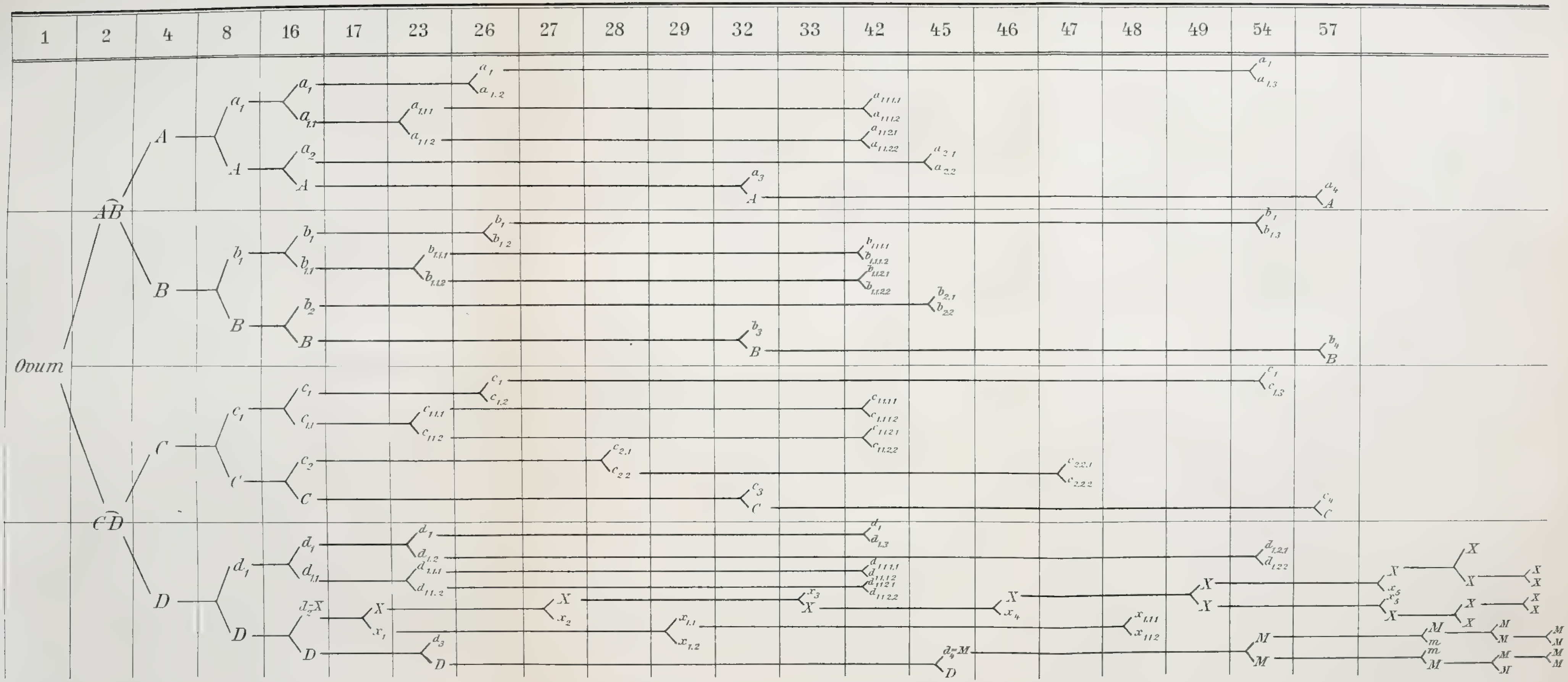
Zu S. 20.

ymorpha.


47
48
49
54
57
a1
a1.3
a4
A
b1
b1.3
b4
B
c1
c1.3
c2.2.1
c2.2.2
c4
C
d1.2.1
d1.2.2
X
X
x1.1.1
x1.1.2
M
M
X
x5
x5
X
X
X
X
X
X
X
X
X
M
m
m
M
M
M
M
M
M
M
M
M

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Übersicht der Furchung von Dreissensia polymorpha.


1
2
4
8
16
17
23
26
27
28
29
32
33
42
45
46
47
48
49
54
57
Ovum
AB
CD
A
B
C
D
X
M

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Somatoblasten, welcher ja auch der zweiten Generation angehört, ganz absehen und hinzufügen, dass die oberen Randpartien der zweiten Generation wahrscheinlich ebenfalls mit einigen Zellen an der Bildung des Velum Theil nehmen, indem sie die Lücken zwischen den einzelnen Quadranten der ersten Generation völlig ausfüllen, und wenn wir ferner hinzufügen, dass die eine oder andere Zelle der zweiten wie dritten Generation zur Bildung von Mesenchym ins Innere rückt, wie wir später sehen werden.

Einen weiteren gesonderten Komplex stellen dann endlich die Zellen des vegetativen Poles dar (auf der Figur dunkelbraun punktirt), sie werden durch eine Einstülpung nach innen verlagert zur Bildung des Mitteldarmes nebst dessen Anhangsdrüsen.

Schließlich bleiben noch die beiden Somatoblasten zu betrachten übrig. Der zweite Somatoblast, welcher der vierten Generation entstammt (auf der Figur roth gehalten), wird später in einem besonderen Kapitel ausführlich behandelt werden, näher eingehen müssen wir dagegen auf den ersten Somatoblast (gelb gehalten auf der Figur). Derselbe zerfällt in drei gesonderte Partien. Eine mittlere Partie (auf der Figur punktirt) zeichnet sich vor Allem durch die Größe der Zellen und die längere Zeit anhaltenden Bilateraltheilungen aus, durch Einstülpung geht aus ihr die Schalendrüse (*sd*) hervor. Mit ihrer Einstülpung rückt zugleich der Velarkranz an der Hinterseite, wo er zunächst noch offen war, mit seinen beiden Enden an einander, um so schließlich einen geschlossenen Ring zu bilden, unter besonderer Theilnahme von $d_{1 \cdot 2}$.

Als zweiten Bestandtheil des ersten Somatoblasten müssen wir das kleine Derivat x_3 ansehen, welches in den umliegenden Ektodermzellen verschwindet und zu keinem besonderen Organe zu verfolgen ist.

Die dritte Partie endlich besteht aus einer Reihe kleinerer Derivate, welche successive von X nach unten hin abgegeben wurden (gelb auf der Figur und ohne Punkte). Sie bewirken hauptsächlich die Umwachsung des zweiten Somatoblasten, dehnen sich später gewaltig aus und spielen in dem Aufbau der Larve als sog. Ventralplatte (*Vp*) eine bedeutende Rolle. Wir werden desshalb später auf sie zurückzukommen haben.

Es ist eine weit verbreitete Erscheinung unter Mollusken wie manchen anderen Thiergruppen, dass bei der Furchung in bestimmten Zwischenräumen nach einer Theilung weite Hohlräume zwischen den getheilten Zellen auftreten. Dieselben wurden in letzterer Zeit namentlich durch STAUFFACHER von Cyclas, durch KOFOID von Limax agrestis und durch mich von Limax maximus genau beschrieben. Dreissensia weist dieselben in ganz der gleichen, eben so starken Ausbildung auf, wie die eben genannten Formen. Ich beabsichtige jedoch durchaus nicht, mich nochmals hier bis in die Einzelheiten hinein über dieselben zu verbreiten, nur einige wenige Stadien will ich als Beispiele herausgreifen und zum Belege in einigen Abbildungen vorlegen. Fig. 60 auf Taf. VI zeigt uns ein zweizelliges Stadium mit weitem, zwischen beiden Zellen gelegenem Flüssigkeitsraume, weiter Fig. 61 einen eben solchen vom achtzelligen Stadium, Fig. 62 von einem 16zelligen und endlich Fig. 63 von einem noch älteren Stadium. Man beachte, wie weit auch hier die Vacuolisirung vordringen kann, bis zu welch dünner Plasmaschicht sich die einzelnen Zellen unter dem anwachsenden Drucke abzuplatten vermögen, alles Verhältnisse, die durchaus an Limax maximus erinnern. Nur ein Unterschied macht sich zwischen beiden geltend, und dieser hängt eng mit dem verschiedenen Furchungsmodus zusammen. Bei Limax maximus verlief die Furchung sehr regelmäßig, in so fern die einzelnen Quartetts fast stets gleichzeitig die Theilung vollzogen, so dass zwischen den Theilungsphasen geometrisch regelmäßig gestaltete Ruhestadien lagen, auf denen sodann die erwähnten Erscheinungen sich abspielten. Hier liegen die Verhältnisse anders. Der unregelmäßige Verlauf der Furchung, der fast eine Zelle nach der anderen sich theilen lässt, verwischt nahezu völlig eine derartige Regelmäßigkeit, sie lässt sich nur von dem zweizelligen bis zum sechzehnzelligen Stadium verfolgen, sodann treten die Erscheinungen ganz unregelmäßig an den verschiedensten Stellen des Keimes auf, erhalten sich aber bis in die Gastrulation hinein.

Die Bedeutung dieser Flüssigkeitsräume ist ganz dieselbe wie bei Limax maximus, es sind Exkreträume, welche verbrauchte Stoffe nach außen befördern. Deutlich lässt sich am lebenden Objekt im freien Wasser das Kollabiren der Furchungskugeln nach dem Ausstoßen der Flüssigkeit beobachten, und mein konservirtes Material lässt alle Übergänge von einer extrem ausgedehnten Furchungskugel bis zu einem völligen massiven Zellenhaufen erkennen. Wenn ich hier eine weitere Darstellung unterlasse, so geschieht es nur desshalb, weil es nichts weiter wäre, als eine direkte Wiederholung meiner Schilderung von Limax maximus.

Was die specielle Verbreitung dieser Exkreträume innerhalb der

Lamellibranchiatengruppe betrifft, so muss ich hier zunächst an die Beobachtungen Lovén's erinnern, dessen für ihre Zeit außerordentlich exakten Beobachtungen jetzt einen allzu tiefgehenden Vergleich nicht mehr gestatten, aber doch auf ähnliche Vorgänge schließen lassen. Er erwähnt nämlich während der Furchung (von Modiolaria und Cardium) ein abwechselndes Hervortreten und Wiederverschmelzen der Furchungskugeln, verbunden zugleich mit einem Verschwinden und Wiedersichtbarwerden der Kerne. Die Worte, mit denen er diese Vorgänge beschreibt, lassen sich sehr wohl darauf anwenden, dass in Folge der mächtigen Exkreträume die Grenzen der vorher sich deutlich abhebenden Zellkugeln schwerer sichtbar werden und so plötzlich wieder ein Stadium mit scheinbar geringerer Zellenzahl darstellen. Nur so wenigstens erscheint mir die Darstellung Lovén's völlig verständlich.

Sehr stark entwickelt sind diese Exkreträume auch bei Cyclas nach Stauffacher's Darstellung. Er schildert diese Processe derart, als ob der helle Raum kontinuirlich in das Plasma ohne trennende Membran überginge. Sowohl Kofoid wie ich haben ein derartiges Verhalten als durchaus unwahrscheinlich hingestellt, und jetzt durch das erneute Studium dieser Vorgänge bei Dreissensia bin ich in diesem Urtheil nur noch bestärkt worden.

Auffallenderweise scheinen diese Vorgänge bei den Unioniden völlig zu fehlen, Lillie erwähnt dieselben nirgends, höchstens spricht er zuweilen (vom zwei- und achtzehnzelligen Stadium) von einer Abflachung der Zellen. Dagegen scheinen mir die Abbildungen früherer Beobachter entschieden für ihr Vorhandensein zu sprechen (Flemming).

Auf einen Punkt muss ich schließlich noch genauer eingehen, er betrifft Kofoid's Erklärung dieser Exkreträume. Kofoid nimmt an, dass Süßwasser und vor Allem Eiweißhüllen hemmend auf die Exosmose der Abfallstoffe einwirken, und dass in Folge dieser verlangsamten Exosmose die inneren Exkreträume zu Stande kämen. Vergleichen wir zunächst Dreissensia mit Limax, so müssten die Eiweißhüllen bei letzterer einen ungleich stärkeren, steigernden Einfluss auf Umfang und Häufigkeit der Exkreträume ausüben. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall, Dreissensia übertrifft eher noch Limax maximus.

Dass erstere in der relativ kurzen Zeit ihres Aufenhaltes im Süßwasser dieselben erst erworben haben soll, ist wohl kaum anzunehmen, zumal sie in ihrer übrigen Entwicklung sich bis in die geringsten Einzelheiten hinein den marinen Lamellibranchiern anschließt, so weit sich dies eben aus der bisherigen Litteratur herauslesen lässt. Zudem besitzen wir noch keine genaue Darstellung der Furchung der marinen Formen, bei welchen dieselben Exkreträume möglicherweise ebenfalls auftreten.

Als sicher kann ich jedenfalls in Folge des Vergleiches von Dreissensia und Limax hinstellen, dass die kompakte Umhüllung des Eies von Eiweiß und Gallertschale keinen Einfluss auf etwaige Verstärkung dieser Processe ausübt, und würde bewiesen werden, dass auch marine Formen sie wohl ausgebildet besitzen, so würde auch ein Einfluss des Süßwassers nicht anzunehmen sein. Nicht die physiologischen, äußeren Bedingungen, unter welche das Ei gesetzt ist, würden dann die Abscheidung der Exkretprodukte nach innen bedingen, sondern die Ursachen müssten in inneren, uns freilich noch kaum bekannten Vorgängen zu suchen sein. Die Rolle, welche der Kern bei der Abscheidung dieser Stoffe spielt, ist vielleicht ein derartiger Faktor.

Kofoid suchte seine Ansicht auch experimentell zu bestätigen, indem er Eier von Physa in Salzlösungen verschiedener Koncentration brachte. Er fand dann, dass dieselben einen mehr oder weniger großen retardirenden und abschwächenden Einfluss auf die Ausbildung der Exkreträume ausübten. So einleuchtend dieses Experiment auch zunächst erscheinen mag, man möge dabei wohl bedenken, dass ein derart abnormes Medium, in welchem sich die Eier befinden, den ganzen Organismus des Eies unbedingt schwächen und seine Lebensthätigkeit herabsetzen muss, wenn die Furchung dabei auch noch normal verläuft. Verlangsamung und Abschwächung dieser Processe würden hierdurch schon eine genügende Erklärung finden, zumal stärkere Lösungen die Lebensthätigkeit völlig sistirten.

II. Die Umbildung des Furchungskeimes in die junge Trochophoralarve.

Eine ganze Reihe tiefgreifender Umwandlungen sind es, welche aus dem Keime, den wir als länglich ovale Blastula verlassen haben, die Trochophoralarve in ihren Grundzügen hervorgehen lassen. Der erste dieser Processe ist die Bildung des Mitteldarmes, hervorgehend aus einer Einstülpung am vegetativen Pole, der zweite besteht in der Ausbildung der Schalendrüse, die sich noch tiefer einsenkt als die Mitteldarmanlage. Weiter haben wir dann die Ausbildung des Mesenchymmuskelgewebes ins Auge zu fassen, und endlich noch die definitive Anordnung der Velarzellen nebst Scheitelplatte.

Beginnen wir mit der Bildung des Mitteldarmes, der Gastrulation also. Die ersten Anfänge einer Einsenkung der vegetativen Zellen, zu denen sich, wie wir oben sahen, noch zwei kleinere Derivate von *M* zugesellten, machen sich schon sehr frühzeitig bemerkbar (vgl. Figg. 41 und 42 auf Taf. IV). Auf dem nächsten Stadium, Fig. 44 ist die Einsenkung bereits etwas tiefer geworden, wir erkennen sie deutlich auf einem Schnitt von einem etwa gleichaltrigen Stadium (Fig. 64 auf Taf. VI). Je mehr sich diese Anlage nach innen drängt, desto mehr verengt sich auch der ursprünglich weit ausgedehnte Blastoporus zu einem in der Symmetrieebene gelegenen, kurzen Schlitz (Fig. 65 auf Taf. VI), um auch diese Gestalt bald mit derjenigen einer fast kreisrunden Öffnung zu vertauschen (Fig. 44 auf Taf. IV und Fig. 66 auf Taf. VI). Bei Beginn der Einstülpung nehmen die Entodermzellen in Folge des seitlichen Druckes eine längliche, förmlich gestielte Gestalt an (Figg. 64, 65), später verlagern sie sich als regelmäßige Begrenzung des Mitteldarmsäckchens völlig ins Innere des Keimes.

Ehe wir aber ihr weiteres Schicksal verfolgen, müssen wir die sich gleichzeitig abspielende Bildung der Schalendrüse nachholen. Wir verließen den aus dem umfangreichsten, mittleren Theile des ersten Somatoblasten hervorgegangenen Zellenkomplex auf dem Stadium von sechs Zellen (Fig. 43 auf Taf. IV). Bei seitlicher Ansicht ist schon jetzt eine deutliche, flache Einsenkung dieser Zellen zu bemerken, man vergleiche den Schnitt von Fig. 64 auf Taf. VI, der ein etwa gleichaltriges Stadium darstellt. Die einzelnen Zellen ragen tief in das Innere der Furchungshöhle hinein, unter reger Zellvermehrung wird die Einstülpung tiefer (Fig. 65) und endlich bildet die ganze Anlage ein auf den ersten Blick der Darmanlage zum Verwechseln ähnliches Säckchen. Die Einstülpungsöffnung, welche ursprünglich ebenfalls einen weiten, unscharf begrenzten Umfang darbot, verengt sich sehr bald zu einem Schlitz, dessen Umfang weit größer als derjenige des Blastoporus ist, und der senkrecht zur Symmetrieebene gestellt ist (Fig. 44, Taf. IV).

Das Bild, welches ein Sagittalschnitt durch ein derartiges, eben beschriebenes Stadium gewährt, ist ein sehr eigenthümliches. Wir sehen in Fig. 66 auf Taf. VI fast den ganzen Raum des äußerlich abgerundeten, ovalen Keimes von zwei tiefen Einstülpungen eingenommen, von denen die eine die Mitteldarmanlage, die andere die Schalendrüsenanlage darstellt. Namentlich letztere nimmt einen sehr weiten Raum ein, da sie sich seitlich sehr stark verbreitert und so die

Mitteldarmanlage auf der Hinterseite ganz umschließt. Ein kleiner Theil des Innenraumes wird ferner noch eingenommen von den Mutterzellen des Mesenchymmuskelgewebes, im Wesentlichen dargestellt durch Abkömmlinge des zweiten Somatoblasten; ich will hier auf diesen Organkomplex im Einzelnen nicht eingehen, da ich später in einem besonderen Kapitel ihn und seine Bildung ausführlich behandeln werde.

Die weitere Ausbildung von Mitteldarm und Schalendrüse ist es vorzugsweise, welche im Folgenden von Einfluss auf die Gestaltung des Keimes ist. Der Mitteldarm wird unter Verschiebung des Blastoporus nach vorn durch Verschluss desselben nach außen abgeschlossen, die Schalendrüseneinstülpung beginnt einen rückläufigen Ausstülpungsprocess durchzumachen. Beide Vorgänge vollziehen sich gleichzeitig. In demselben Maße, wie die Schalendrüse ihren Raum im Inneren der Furchungshöhle aufgiebt, nimmt das Darmsäckchen von demselben Besitz. Äußerlich am bemerkenswerthesten ist die Verschiebung des Blastoporus. Dieselbe hat zwei Ursachen, einmal die eben erwähnte Ausstülpung der Schalendrüse und dann das immense Wachsthum des oben als Derivate des ersten Somatoblasten (x) beschriebenen Zellkomplexes. Um uns dasselbe zu veranschaulichen mache ich auf die Figg. 38, 39, 41, 43 und 44 auf Taf. IV aufmerksam. Klar prägt sich in dieser Serie aus, wie das Umwachsen des zweiten Somatoblasten in erster Linie das Werk dieses Zellkomplexes ist, wie ferner die Ausdehnung eben desselben Komplexes den Zwischenraum zwischen dem oberen Rand der Schalendrüse und dem Blastoporus stetig vergrößern muss (Fig. 41, 43), wie ferner, da die Lage dieses oberen Schalendrüsenrandes an der hinteren, oberen Körperwandung, unmittelbar unter dem Velum scharf fixirt ist, diese Verschiebung in der Richtung von hinten nach vorn fortschreiten muss. Von einem Verschlusse einer Rinne kann man hierbei nicht eigentlich reden, da eine solche höchstens in den ersten Phasen in schwacher Ausbildung besteht, es ist vielmehr ein wirkliches Vorwärtsschieben, und dieses wird nun noch von einem wesentlichen Faktor unterstützt, der Ausstülpung der Schalendrüse. Dieselbe beginnt auf dem Stadium von Fig. 67 auf Taf. VI und besteht im Wesentlichen zunächst aus dem Ausrollen der ventralen Seite der Schalendrüseneinstülpung, wobei dann immer mehr die dorsale Wandung in Mitleidenschaft gezogen und nach außen vorgestülpt wird (Fig. 68), bis endlich nur noch an der dorsalwärts am höchsten gelegenen Stelle, ebenda wo früher der erste Somatoblast lag (Figg. 14, 42) und wo etwas später die eigentliche Einstülpung erfolgte (Figg. 64, 65), eine schwache Vertiefung erhalten bleibt (Fig. 69). Dieselbe bietet, von der Oberfläche aus betrachtet, eine eigenthümlich geschweifte Randlinie dar, über welcher unmittelbar die Velarzellen gelegen sind (Fig. 45). Diese eigenthümliche Linie kommt dadurch zu Stande, dass die beiden seitlichen, oberen Partien der Schalendrüse bei der Ausstülpung hinter den mittleren Partien zurückbleiben, so dass daraus eine nach beiden Seiten hin eingebuchtete Fläche entstehen muss. Mit dem weiteren Vorwärtsschreiten der Ausstülpung verschwinden natürlich diese Verhältnisse wieder, die Schalendrüse besitzt nun eine nach außen schwach vorgewölbte Oberfläche, deren Epithel sich unter Ausscheidung eines feinen Schalenhäutchens abzuflachen beginnt (Fig. 70). Wir verlassen hiermit die Schalendrüse, um in der Organbildung bei der Entwicklung der Schale an diese Verhältnisse wieder anzuknüpfen.

Kehren wir also zu unserem Ausgangspunkte zurück, zur Verschiebung des Blastoporus. Dieselbe macht erst Halt, nachdem nahezu die Stelle unmittelbar unter dem vorderen Velarrande erreicht ist, d. h. also etwa in dem Bezirke der zweiten Ektodermgeneration. Gleichzeitig haben sich aber auch an der Mitteldarmeinstülpung selbst wichtige Umwandlungen vollzogen, die wir jetzt näher berücksichtigen müssen. Betrachten wir ein Stadium, wie es etwa Fig. 66 darstellt, d. h. also ein Stadium, das uns eine typische Gastrula repräsentirt, so bemerken wir, dass wir bereits jetzt keine indifferenten, vegetativen Zellen mehr vor uns haben, sondern dass innerhalb derselben eine Sonderung in die beiden Hauptbestandtheile des späteren Mitteldarmtractus eingetreten ist, nämlich in Magen und Darm einerseits und in die Leber andererseits. Die der vorderen Körperwand angelagerten Zellen des Mitteldarmsäckchens zeigen nämlich eine von den hinteren Zellen deutlich unterschiedene Struktur. Das Chromatin ist in feineren Körnchen angehäuft, der Kern erscheint demnach heller und besitzt außerdem meist noch einen großen Nucleolus. Dieser Gegensatz bildet sich immer prägnanter aus (Fig. 67), selbst auf Totalpräparaten sind die fraglichen Zellen mit Leichtigkeit zu erkennen, und haben mich öfter veranlasst, sie fälschlich als an dieser Stelle eingeschobene Mesodermelemente zu deuten. In Fig. 67 liegen sie noch direkt an der Vorderseite des Mitteldarmsäckchens, bald aber erfolgt eine Verschiebung nach beiden Seiten, so dass sie auf den Sagittalschnitten in der Medianebene nur noch selten anzutreffen sind (Fig. 69), auf Quer- oder Frontalschnitten dagegen nun in deutlich bilateraler Anordnung hervortreten, genau die Stellen angebend, wo später die mächtigen Lebersäckchen ausgestülpt werden (Fig. 73 auf Taf. VII). Der hintere und seitliche Theil des Mitteldarmsäckchens lässt aus sich Magen und Dünndarm hervorgehen, auch hier werden wir bei der Organogenese wieder anzuknüpfen haben.

Nachzuholen sind endlich noch die ersten Anlagen von Vorder- und Enddarm, da dieselben eng mit der weiteren Ausbildung der Larve verknüpft sind. Wir müssen zu diesem Zwecke nochmals auf die Verhältnisse von Fig. 66 zurückkommen. Die Mitteldarmeinstülpung führt durch einen rundlichen Blastoporus deutlich nach außen. In Fig. 67 haben sich die Ränder des Säckchens bereits eng an einander gelegt, und in Fig. 68, einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, endlich sind sie gänzlich verschmolzen, ohne dass jedoch hierbei eine schwache Grube als letzter Rest gänzlich verloren ginge. Auch bei Unio kommt es nach Lillie nie zu einer direkten Verschmelzung des ektodermalen Randes, so dass die Einstülpungsstelle stets scharf markirt bleibt. Hier, bei Dreissensia, wird dieses Verhalten dadurch noch verschärft, dass sich eine neue Anlage genau an der Stelle des früheren Blastoporus ausbildet, nämlich diejenige des Stomodäums. Ektodermzellen drängen sich, eine regelrechte Vertiefung bildend, gegen das geschlossene Säckchen vor (Fig. 69), aus denen später das Schlundrohr hervorgeht (Fig. 70). Des Genaueren werde ich wieder erst später auf diese Verhältnisse eingehen können, eben so wie auf die Bildung des Enddarmes, der als eine zweite Einstülpung mit dem Mitteldarm in Verbindung tritt. Ich will hier nur so viel davon hervorheben, dass derselbe aus einer zunächst nur schwachen, allmählich aber sich vertiefenden Einstülpung des Ektoderms hervorgeht, die sich eng an den Mitteldarm anlegt und schließlich mit ihm verschmilzt.

Wir haben jetzt successive den größten Theil des Larvenkörpers sich aufbauen sehen, von den äußeren Organkomplexen fehlt uns nur noch ein einziger, bestehend aus Velum und Scheitelplatte. Scharf umgrenzen lässt sich das Velarfeld erst auf verhältnismäßig späten Stadien, aber immer noch früh genug, um Beziehungen zu jüngeren Furchungsstadien aufstellen zu können. Fig. 68 auf Taf. VI zeigt uns das Stadium, wo einzelne stärkere Cilien sowohl den Verlauf des Velarrandes wie die Lage der Scheitelplatte schärfer markiren. Das Auftreten der Cilien giebt uns eine Bestätigung der früheren Orientirung des Keimes, wie bereits auf dem achtzelligen Stadium, so ist auch jetzt der ganze Komplex schief geneigt, am Vorderrande von dem späteren Munde, am Hinterrande von der sich ausstülpenden

Schalendrüse begrenzt. Die Figg. 66—70 erläutern die Ausbildung dieser Verhältnisse, nur die beiden Figg. 66 und 67 erscheinen in ihrer Stellung etwas unsicher und willkürlicher. Diese findet jedoch ihre Begründung einmal in der fest fixirten Lage des oberen Schalendrüsenrandes, und sodann in dem Vergleich mit den sich unmittelbar anschließenden Stadien von Fig. 68 und 69. Auf letzterer hat das Velum bereits Fortschritte in seiner Ausbildung in so fern gemacht, als die Zahl der Wimpern zugenommen hat, ein Process, der in Fig. 70 bedeutend weiter vorgeschritten ist. Auch differenziren sich die Velarzellen jetzt in ihrer inneren Struktur von den übrigen Zellen, in so fern sie an Größe zunehmen und einen vacuoligen Bau erhalten. In dem von den Velarzellen umschriebenen Bezirke macht sich außerdem in der Mitte eine Verdickung bemerkbar, welche einen starken Wimperschopf trägt, die Scheitelplatte (Fig. 70 *sp*), doch davon später mehr.

Um endlich die junge Larve in den Grundzügen ihrer Ausbildung zu vollenden, so sei hier noch darauf hingewiesen, dass ein weiterer starker Wimperschopf unmittelbar hinter der Enddarmanlage auftritt, der postanale Wimperschopf (*pa*), ferner unter dem ventralen Mundrande eine schwach entwickelte Wimperzone, der postorale Wimperschopf (*po*) im Gegensatz zu dem als präoraler Wimperkranz zu bezeichnenden eigentlichen Velum. Wir müssen auf diese Verhältnisse später nochmals des Genaueren zurückkommen, ich kennzeichne sie hier nur in ihren gröberen Zügen.

Ein ungefähres Bild der Larve auf diesem Stadium giebt uns schließlich noch die Totalansicht von Fig. 46 auf Taf. IV. Wir sehen in der Mitte der länglich kegelförmigen Larve den Mund gelegen, oberhalb desselben den dicken Wulst des Velums, und inmitten desselben die Scheitelplatte mit dem Wimperschopf. Die untere Spitze des Körpers endlich läuft aus in den postanalen Wimperschopf.

Die weitere Ausbildung der äußeren Form vollzieht sich unter starker, seitlicher Kompression der ganzen Larve, hervorgerufen durch eine Umwachsung von Seiten des ursprünglich als kleines, dünnes Plättchen der Hinterseite anliegenden Schalenhäutchens, was nunmehr der Larve das typische Aussehen der Molluskentrochophora verleiht (Fig. 47 auf Taf. IV).

III. Die Ausbildung des Mesenchymmuskelgewebes.

In unserer Schilderung des Aufbaues der Larve haben wir die Entstehung der im Inneren zerstreuten Muskel- und Bindegewebszellen bisher noch kaum berührt, wir wollen dies jetzt in einem besonderen Kapitel nachholen, entsprechend der Wichtigkeit des Gegenstandes.

Wir hatten den zweiten Somatoblasten verlassen, als er, aus insgesammt vier Zellen bestehend sich in die Tiefe zu verlagern begann. Sie stellen einen der wesentlichsten Bestandtheile des späteren Muskelbindegewebes dar.

Doch ehe wir ihre Bedeutung weiter erörtern, müssen wir einen Punkt aus ihrer früheren Entwicklung herausgreifen und wegen seiner besonderen Bedeutung ausführlicher behandeln. Es handelt sich um das Schicksal der beiden kleinen Zellen, welche von *M* nach der ersten Bilateraltheilung abgegeben wurden. Von Unio, wo die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, vermuthet LILLIE, dass diese Zellen nachträglich ebenfalls in die Furchungshöhle einwandern, um Mesenchym zu liefern. Ich habe bei Dreissensia nicht den geringsten Anhaltspunkt für eine derartige Annahme gefunden, die fraglichen Zellen schieben sich mitten zwischen die vegetativen Zellen hinein und gehen in ihnen auf, ohne dass sie später noch zu unterscheiden wären. Diese Ansicht findet eine Stütze in den Beobachtungen STAUFFACHER's an Cyclas. Hier bleibt bei der Abstoßung der beiden Urmesodermzellen die eine Hälfte der Mutterzellen an der Außenseite liegen und liefert Entoderm. Diese außen liegenden Zellen entsprechen genau den kleinen Derivaten *m* von *M*, nur sind sie bei Cyclas bedeutend mächtiger entwickelt. Dass sie freilich nicht allein das gesammte Material zum Aufbau des Mitteldarmes liefern werden, in dieser Annahme muss ich LILLIE beistimmen.

LILLIE stützt sich bei seiner Vermuthung über das Schicksal der beiden kleinen Zellen vor Allem auf die Beobachtungen WILSON's an Nereis, wonach eine ganze Anzahl derartiger kleiner Derivate von *M* in das Innere verlagert werden, sich mit Pigment erfüllen und einen Theil des splanchnischen Blattes liefern sollen. In einer neueren Publikation erklärt jedoch WILSON selbst diese Darstellung für irrthümlich, die betreffenden Pigmentzellen liefern vielmehr den hinteren Theil der Archenteronwand, an ihrer Bildung haben neben dem zweiten Somatoblasten auch noch die Entoblasten Theil.

Im Übrigen sind diese Verhältnisse bei den Anneliden noch durchaus nicht völlig aufgeklärt, zumal starke Variationen aufzutreten scheinen. Einer der ältesten Beobachter dieser Vorgänge, v. WISTINGHAUSEN, leitete aus den fraglichen Zellen als »unteren Urzellen des Rumpfes« den vorderen Theil der Ventralseite ab. Die neueren Beobachter sind in den meisten Fällen nicht völlig über sie ins Klare gekommen, zumal diese Elemente häufig einen ausgesprochenen rudimentären Charakter aufweisen, so bei Aricia foetida nach Wilson oder bei Amphitrite nach Mead. Wieder bei anderen (Polymnia) fehlen sie gänzlich oder erreichen die gleiche Größe wie der zweite Somatoblast selbst (Clymenella torquata).

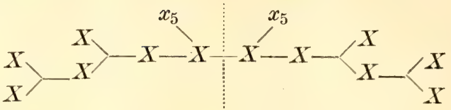
Dass aber zweifellos der zweite Somatoblast nach seiner Bildung durchaus noch nicht reines »Mesoderm« enthält, das tritt wohl nirgends klarer hervor als in den Beobachtungen Conklin's an Crepidula. Zweimal werden nach der ersten Bilateraltheilung von *M* größere Partien in Gestalt umfangreicher Zellen (primary and secondary Enteroblast) an das Entoderm abgegeben, erst dann ist die völlige Sonderung vollzogen. Wie weit wir hier die Homologien ziehen dürfen, ist bis jetzt schwer zu entscheiden, aber so viel ist mit Sicherheit aus Allem zu entnehmen, dass der zweite Somatoblast nach seiner Bildung noch fremde Bestandtheile zu enthalten vermag.

Nach der Deutung der Befunde Blochmann's von Seiten Conklin's scheinen bei Neritina ähnliche Enteroblasten sich zu finden, eben so bei Umbrella (Carazzi), wenn auch Heymons sie als Mesodermzellen in Anspruch nimmt. Bei Aplysia hat schließlich Carazzi in neuester Zeit thatsächlich Enteroblasten nachgewiesen, die in Form kleiner Zellen vom Mesoblast abgestoßen werden.

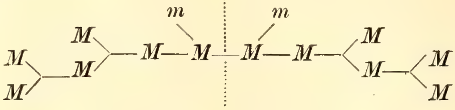
Ähnliche Vorgänge scheinen selbst bei Pulmonaten noch vorzukommen. Während Kofoid und ich bei Limax keine Spur von derartigen Erscheinungen zu konstatiren vermochten, beschreibt Holmes bei Planorbis die Bildung je einer kleineren Zelle von Seiten der beiden Urmesodermzellen. Freilich erfolgt ihre Abschnürung erst nach der Verlagerung ins Innere, ihr Schicksal ist unbekannt.

Was nun den zweiten Somatoblasten als reine Organanlage betrachtet angeht, so ist sein Auftreten außerordentlich weit verbreitet, sowohl unter Mollusken wie Anneliden. Man hat diese Zellen des zweiten Somatoblasten in der Regel als die »Urmesodermzellen« beschrieben und in ihnen die Anlage eines mittleren Blattes gesehen. Verglichen mit dem ersten Somatoblasten ist die Übereinstimmung beider in dem Modus ihrer Ausbildung ganz überraschend. Beide leiten sich von dem Quadranten *D* ab, beide erleiden eine Bilateraltheilung, geben sodann einige kleinere Derivate ab und theilen sich wieder bilateral. Zwei Schemata werden die außerordentliche Übereinstimmung beider noch schärfer hervortreten lassen:

I. Somatoblast:



II. Somatoblast:



Selbst die eigenthümliche Erscheinung, die wir bei späteren Theilungen des ersten Somatoblasten beobachten, dass nämlich beide Hälften in ihrer Theilung zeitlich etwas differiren, findet sich auch bei dem zweiten Somatoblasten. Heymons erwähnt es von Umbrella und Wierzejski von Physa.

Die Sonderung des zweiten Somatoblasten, d. h. also der »Urmesodermzellen«, steht demnach in ihrer Eigenart durchaus nicht ohne Parallele in anderen Zellkomplexen da, nichts berechtigt dazu, sie als ein besonderes Keimblatt den übrigen Furchungszellen entgegenzusetzen. Beide Somatoblasten sind Organanlagen, beide bergen in sich nach ihrer völligen Sonderung ganz bestimmte Organkomplexe, die sie nun zur Entfaltung bringen. Und wie der erste Somatoblast sich, um eben seine organbildende Leistung zu erfüllen, zu einer sackförmigen Einstülpung umformt und sodann, sich wieder ausstülpend, die Schale abscheidet, so drängt sich der zweite Somatoblast in das Innere des Keimes, um daselbst sich auflösend und überall vertheilend zunächst eine Art Stützgewebe zu liefern, dann aber nach den Erfordernissen der Larvenorganisation einerseits Muskeln, andererseits Bindegewebe auszubilden.

Eine bedeutende Stütze würde diese soeben ausgesprochene Annahme erhalten, wenn es gelingen sollte, die bisher als typisch mesodermal aufgefassten Organe, Herz, Niere und Geschlechtsorgane nämlich, auf gesonderte Anlagen, unabhängig von dem zweiten Somatoblasten, zurückzuführen. Wir werden später sehen, dass dies thatsächlich möglich ist, dass also die »Urmesodermzellen« nur Muskel- und Bindegewebe liefern.

Doch kehren wir von unseren theoretischen Erörterungen nochmals zur Beobachtung zurück. Der zweite Somatoblast ist nicht der alleinige Bildner von Muskel- und Bindegewebe, noch andere Zellen betheiligen sich am Aufbau derselben. Wir müssen, um sie kennen zu lernen, auf ziemlich junge Stadien zurückgehen. Ein genaues

Studium einzelner dieser Stadien ergab, dass hier und da kleine Zellen im Inneren des Furchungskeimes auftraten, deren Herkunft leider nicht genau festzustellen war, die aber sicherlich ebenfalls Muskel- und Bindegewebe lieferten. Auf einem noch recht jungen Stadium, wie ich es in Fig. 36 dargestellt habe, fand sich im Inneren des Furchungskeimes eine kleine Zelle (m_x) vor, die ihrer Lage nach nur von einer Ektodermzelle abgeleitet werden kann. Was sicher über ihre Herkunft zu sagen ist, besteht in dem negativen Resultate, dass sie nicht aus dem zweiten Somatoblasten durch Theilung hervorgegangen sein kann, da eine solche mir kaum hätte entgehen können, und da ferner die fragliche Zelle unpaar auf der einen Seite liegt. Was jedoch das Auffallendste ist, diese kleine Zelle scheint durchaus keine konstante Bildung zu sein; auf einer Reihe älterer Stadien ist durchaus nichts von ihr wahrzunehmen, bis plötzlich auf dem in Fig. 40 dargestellten Stadium eine ganz ähnliche Zelle wiederum aufzufinden war, von deren Herkunft ganz das oben Gesagte gilt. Ganz ausgeschlossen ist nach ihrer Lage, dass etwa eines der kleinen Theilprodukte von *M* dieselbe darstelle, sie muss vielmehr Theilen der älteren Ektodermgenerationen entstammen.

Ähnliche Erscheinungen wiederholen sich auf dem Stadium der Gastrulation. So liegt auf dem Sagittalschnitt von Fig. 64 auf Taf. VI über den Entodermzellen eine größere Zelle, die nicht den beiden, paarweise an den Seiten des Keimes gelegenen Zellen des zweiten Somatoblasten angehört, sondern anderer Entstehung sein muss. Ich muss zu ihrer Erklärung noch ein anderes Stadium heranziehen, nämlich das von Fig. 42. Wir sehen hier an der seitlichen Wand des Keimes eine größere Zelle (m_x) liegen, welche zum großen Theile von den umgebenden Zellen überwachsen ist und beträchtlich ins Innere der Furchungshöhle hineinragt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die in Fig. 64 im Inneren angetroffene Zelle einer derartigen Zelle entspricht oder mit ihr identisch ist. Ein Blick auf das Übersichtsbild von Fig. 48 zeigt außerdem, dass die fragliche Zelle der zweiten Ektodermgeneration angehören würde.

Ihr Auftreten im Inneren des Furchungskeimes scheint konstanter zu sein als dasjenige der vorher erwähnten kleineren Zellen. Ich sage »scheint«, und dieses hinzuzufügen, dazu zwingt mich die außerordentliche Schwierigkeit, ja fast Unmöglichkeit einer völlig sicheren Deutung der betreffenden Zellelemente auf vielen der gewonnenen Präparate, seien es Schnittserien oder Totalansichten. Wir müssen uns vergegenwärtigen, dass das Innere der Stadien, um die es sich hier handelt, fast völlig von Zellen der verschiedensten Bedeutung und Herkunft angefüllt ist. Da haben wir zunächst die großen Zellen der Schalendrüsenanlage, welche fast die gegenüberliegende Wandung erreichen, sodann die Mitteldarmzellen, deren vordere Elemente durch ihre frühzeitige Specialisirung in Leberzellen scharf von den übrigen abgehoben erscheinen, und endlich die Zellreihen des zweiten Somatoblasten; man wird so verstehen, wie schwer in vielen Fällen die Zugehörigkeit jeder einzelnen Zelle zu einem der betreffenden Komplexe zu bestimmen ist. Dazu kommt noch, dass das Ektoderm zuweilen stark abgeflacht ist, zuweilen aber auch in Folge der sich immer noch abspielenden, intracellulären Exkretionsprocesse ganz zerfetzt und zerschlissen erscheint. Dies zur Begründung des obigen »scheint«.

Aber auch hiermit ist die Auswanderung einzelner Zellen aus dem Epithelverbande zur Bildung von Muskel- und Bindegewebe noch nicht erschöpft. Wenn auch vereinzelt, so finden sich doch selbst auf späteren Stadien noch einzelne Hinweise für ähnliche Vorgänge. Ein derartiges Beispiel führe ich in Fig. 72 auf Taf. VII an. Auf der einen Seite sieht man deutlich eine dunkler gefärbte Zelle (*mz*) aus dem Ektoderm sich ins Innere verlagern, und rings herum liegen einzelne Zellen, die noch dicht an das Ektoderm angelagert sind. Die Zellreihen des zweiten Somatoblasten sind bereits völlig aufgelöst.

Ehe wir über alle diese mannigfachen Erscheinungen ein zusammenfassendes Urtheil abzugeben versuchen, wollen wir dieselben oder ähnliche Vorgänge bei anderen, bisher genauer untersuchten Formen näher betrachten, um in unserem Urtheile einen allgemeineren Standpunkt zu gewinnen.

Alle diese Bildungen wurden in der Regel als »larvaler Mesoblast« dem eigentlichen Mesoblast (*M*) entgegengesetzt. Am auffallendsten ausgeprägt erscheint derselbe bei Unio. Er leitet sich nach Lillie ab von $a_{2 \cdot 2}$, sinkt nach Abstoßung mehrerer kleinerer Elemente in die Tiefe und theilt sich sodann bilateral.

Sehen wir uns bei anderen Formen um, so finden wir für Cyclas zunächst etwas unsichere Angaben von Ziegler, der es nicht für unwahrscheinlich hält, dass an bestimmten Stellen Mesenchymzellen aus dem Ektoderm austreten können. Etwas ausführlicher sind die Angaben Stauffacher's für dieselbe Muschel. Die von ihm beobachteten kleineren Zellen im Inneren der Furchungshöhle ähneln außerordentlich den kleinen Elementen, die ich auf etwa gleichen Stadien bei Dreissensia fand. Weiter will ich noch bemerken, dass Stauffacher außer diesen kleinen Zellen auf einem älteren Stadium (seiner

Fig. 32 auf Taf. XV) eine sich in die Furchungshöhle vordrängende Ektodermzelle beschreibt, ohne diesem vereinzelten Vorkommen besondere Bedeutung beizulegen. Sollten wir hier nicht einen der Vorgänge vor uns haben, die ich auch bei Dreissensia auf älteren Stadien beobachtete? Auch Ray Lankester glaubt von Pisidium annehmen zu müssen, dass auswandernde Zellen des Ektoderms Mesoblast liefern.

Endlich finde ich in einer mir nicht zugänglichen Arbeit von Sigerfoos (nach dem Referate in den Berichten der Station zu Neapel) eine Angabe, wonach bei Pholas zu den Mesoblasten noch ein anderes mesodermales Element vom Ektoblasten kommt.

Auch bei anderen Molluskengruppen ist ein »larvaler Mesoblast« bereits nachgewiesen. Nachdem schon früher Patten von Patella behauptet hatte, dass zur Zeit der Bildung der Urmesodermzellen kleinere Zellen im Inneren der Furchungshöhle auftreten, deren Herkunft und Schicksal ihm unbekannt blieben und die unregelmäßig aufzutreten schienen, hat Conklin ganz neuerdings dieselben bei Crepidula schärfer zu präcisiren vermocht. Er leitet den »larvalen Mesoblast« aus einer radiären Anlage ab, nämlich aus drei der zweiten Ektodermgeneration angehörenden Quadranten, a_2, b_2, c_2. Sie bilden zerstreute Mesodermzellen und sollen die Myocyten von Fuß, Kopfblase und Velum liefern. Ferner ist es Wierzejski bei Physa gelungen, einen ähnlichen »sekundären Mesoblasten« bis auf das 24zellige Stadium zurückzuverfolgen; es entstammt jedoch hier nicht der zweiten Generation, sondern der dritten, und zwar den Quadranten b_3 und c_3. Dieselben verlagern sich nach der Abgabe von je drei Ektodermzellen ins Innere, um den vorderen Theil der Mesodermstreifen zu bilden. Über ihre Beziehungen zu späteren Organen ließ sich nichts feststellen.

Diese Erscheinung, dass mehrere Ektodermgenerationen an der Bildung des »Mesoblasten« betheiligt sind, findet sich jedoch nicht ausschließlich bei den Mollusken, sondern auch bei Anneliden. Neuerdings gelang es Wilson, eine derartige, vom zweiten Somatoblasten unabhängige Anlage für Aricia wahrscheinlich zu machen. Ganz eigenthümlich liegen jedoch die Verhältnisse des Mesoblasts bei Capitella nach Eisig. Der eigentliche Mesoblast, der später zur Bildung der Mesodermstreifen verwandt wird, entsteht hier nicht aus dem zweiten Somatoqlasten, sondern aus den Zellen $c_{3\cdot1}$ und $d_{3\cdot1}$, also aus der dritten Generation (Cölomseoblastanlagen), der zweite Somatoblast liefert dagegen nur zum kleineren Theil larvalen Mesoblast (Pädomesoblastanlagen), während seine Hauptmasse in der Bildung der Bauchplatte aufgeht.

Was lehren uns nun alle diese Erscheinungen? Sie zeigen uns, dass neben dem zweiten Somatoblasten (d. h. also der »Urmesodermzelle«) entschieden noch andere Elemente an dem Aufbau des Mesenchymmuskelgewebes betheiligt sind. Ausnahmslos entstammen dieselben der zweiten oder dritten Ektodermgeneration. Nun wissen wir aus den Beobachtungen LANG's und WILSON's an Polycladen, dass dort die zweite und dritte Generation neben Theilen des Ektoderms allein das Mesoderm liefern, während ein dem zweiten Somatoblasten entsprechendes Gebilde völlig fehlt. Es liegt nahe, diese Verhältnisse direkt mit denen der Mollusken und Anneliden in Beziehung zu bringen, wie es WILSON bereits gethan hat. Es würden demnach die obigen Erscheinungen als die letzten Spuren eines den Turbellarien sich nähernden Entwicklungsmodus anzusehen sein, der dadurch verdrängt wurde, dass ein anderer Zellenkomplex, eben die hintere Zelle der vierten Generation (d_4), die Aufgabe der zweiten und dritten übernahm, immer mehr dabei das Bestreben zeigend, die ganze Anlage in sich zu vereinigen. Bei Limax scheint dies thatsächlich erreicht zu sein, denn weder KOFOID noch ich vermochten eine andere Mesenchymanlage neben dem zweiten Somatoblasten aufzufinden, und ähnlich verhalten sich die Opisthobranchier.

Im Gegensatz hierzu zeigen die niederen Mollusken die Erscheinung, dass der zweite Somatoblast noch eine weniger scharfe oder doch wenigstens verhältnismäßig späte Sonderung erlangt hat. Das erstere Verhalten finden wir, wenigstens nach den bisherigen Untersuchungen bei Patella und Dentalium, das letzte bei Chiton, für den HEATH erst in neuester Zeit den Beweis erbracht hat, dass die Makromere *D* auch hier in ihrer vierten Generation eine Urmesodermzelle liefert, aber erst auf dem 72zelligen Stadium. Die erste Bilateraltheilung erfolgt auf dem 133- bis 149zelligen Stadium.

Endlich sei noch auf die eigenthümliche Sonderstellung hingewiesen, die Paludina nach den Beobachtungen von TÖNNIGES einnimmt. Das Mesoderm entsteht hier durch eine Auswanderung von Ektodermzellen längs der Verschlussstelle des Blastoporus und löst sich bald in eine lose Masse auf. Auch bei anderen Formen scheinen derartige Vorgänge aufzutreten, ich erwähne nur Fusus, Natica und Vermetus. Es ist recht schwierig zur Zeit anzugeben, ob dieser Process ein primitives Verhalten darstellt, d. h. ob der zweite Somatoblast überhaupt noch nicht ausgebildet worden ist, oder ob er eine sekundäre Erscheinung ist, indem wieder eine Auflösung derselben stattgefunden hat. Die Angriffe CARAZZI's gegenüber den Beobachtungen von

Tönniges halte ich durch die angeführten Gründe durchaus nicht für genügend gerechtfertigt.

IV. Der Aufbau der Larve von Dreissensia im Vergleich mit der Entwicklung der übrigen Mollusken, der Anneliden, Turbellarien und Räderthiere.

Wir haben im Vorhergehenden geschildert, wie aus dem einfachen, ungefurchten Ei durch eine Reihe mannigfacher Processe der komplicirte Organismus der jungen Trochophoralarve hervorgegangen ist. Alle diese Processe verliefen in einer ganz bestimmten Regelmäßigkeit, unsere weitere Frage ist nun die, in wie weit sich verwandte Formen eben diesem gefundenen Schema anfügen, und in wie weit entferntere und immer entferntere Gruppen dasselbe in ihrer Entwicklung modificirt erscheinen lassen. Mit den marinen Lamellibranchiaten also beginnend, werden wir von diesen auf unsere Süßwassermuscheln übergehen, an diese die Gastropoden und die primitiven Molluskenformen anschließen. Weiter entfernen wir uns schon, wenn wir sodann den Anneliden uns zuwenden, wo die Verbindungsfäden noch immer zahlreich hinüber und herüber laufen, fast ins Dunkle hinein begeben wir uns aber, wenn wir die Turbellarien in Angriff nehmen, und mit den Rotatorien dürften wir die äußerste Zulässigkeit und Möglichkeit eines Vergleiches erreicht haben.

1. Mollusken.

Unter den Mollusken haben wir zunächst als die nächsten Verwandten die marinen Lamellibranchier anzusehen, und demgemäß beginnen wir mit ihnen unsere Betrachtung. Leider lassen alle bisherigen Untersuchungen einen allzu tief gehenden Vergleich, wenigstens betreffs der Zellfolge, noch nicht zu, theils sind die Beobachtungen unzureichend, theils auf irrthümlichen Deutungen der einzelnen Zellen basirt.

Von den älteren Untersuchungen, die ich zum Theil völlig übergehe, wie diejenige von Barrois über Mytilus edulis und andere, sind unstreitig die weitaus werthvollsten diejenigen Lovén's. Aber auch für sie gilt das oben Gesagte, ein näherer Vergleich würde fruchtlos sein, nur einzelne markante Stadien lassen sich herauslesen. Die ganz jungen Stadien lassen sich leicht identificiren, eben so tritt auf vielen der älteren Stadien der erste Somatoblast deutlich hervor, hier und da lässt sich auch die Abschnürung des einen oder anderen seiner kleineren Derivate erkennen.

Einen etwas schärferen Vergleich lässt erst die Entwicklung von Teredo, wie sie von HATSCHEK geschildert wurde, zu. Aber schon von den allerersten Stadien an befindet sich Teredo nach HATSCHEK's Darstellung im Widerspruch mit Dreissensia. So soll das zweizellige Stadium mit seiner Längsachse genau in der späteren Sagittalebene liegen, während es bei Dreissensia in schiefem Winkel dazu geneigt ist. Sodann soll die größere Zelle successive eine ganze Reihe von Mikromeren abschnüren. Mit Rücksicht auf die immer wieder hervortretende Ähnlichkeit einzelner Stadien mit den entsprechenden von Dreissensia muss ich annehmen, dass die Furchung hier ganz demselben Typus folgt, wie er von LILLIE für Unio zuerst genau präcisirt wurde, und wie ich ihn bei Dreissensia wiederfand. Ich halte mich desshalb für berechtigt, in der Deutung der Beobachtungen HATSCHEK's, die für ihre Zeit durchaus auf der Höhe standen, einige Berichtigungen vornehmen zu dürfen, wie sie der Fortschritt der Wissenschaften stets im Gefolge haben wird. Die große Zelle ist keine Entodermzelle, sondern der I. Somatoblast, die Umwachsung von Seiten der Ektodermzellen nur eine scheinbare. Was seine beiden Urmesodermzellen betrifft, so mögen sie auf den späteren Stadien wohl den entsprechenden Gebilden des zweiten Somatoblasten von Dreissensia gleich zu setzen sein, auf den jüngeren haben sich sicherlich öfter Verwechslungen mit anliegenden Zellen eingeschlichen. Auch die Achsen des Kernes sind, auf Obigem basirend, falsch gezogen, die Verschiebungen zwischen animalem und vegetativem Pole sind HATSCHEK entgangen, seine »ventrale Seite« ist die hintere, und umgekehrt die hintere in Wirklichkeit die ventrale, seine »dorsale Seite« ist die vordere, und umgekehrt wieder letztere die dorsale. Die Bildung des Mitteldarmes durch die Gastraleinstülpung wird von ihm überhaupt nicht geschildert, das junge Stadium seiner Fig. 14 stellt wahrscheinlich die Gastrula dar, die große »Entodermzelle« im Inneren muss dann mit der Schalendrüseneinstülpung in Verbindung stehen, oder stellt dieselbe selbst zum größten Theile dar. Auf Fig. 16 und 17 scheint mir eher der Process der Wiederausstülpung der Schalendrüse dargestellt zu sein als ihre Einstülpung. Das in Fig. 18 erreichte Stadium gleicht dann im Wesentlichen dem entsprechenden von Dreissensia, nur die Darstellung der Mesodermverhältnisse erscheint mir etwas stark schematisirt. Bei Dreissensia ist von einer derartigen regelmäßigen Anordnung der Derivate des zweiten Somatoblasten nichts mehr wahrzunehmen, sondern Muskel- und Mesenchymgewebe beginnt sich bereits zu sondern.

Ich breche hier den Vergleich mit Teredo ab, um an dieser Stelle bei der Organbildung wieder anzuknüpfen. Die mancherlei Verschiedenheiten, die ich oben hervorgehoben habe, glaube ich direkt auf irrthümliche Beobachtung und Deutung zurückführen zu müssen, und so eine weitgehende Übereinstimmung beider Formen annehmen zu dürfen, zumal die Ähnlichkeit auf einzelnen Stadien stets wieder durchblickt und namentlich auch das Endprodukt ein so außerordentlich ähnliches ist. Und endlich giebt SIGERFOOS auch von Pholas truncata an, dass das 16- und 17zellige Stadium völlig dem von LILLIE bei Unio beschriebenen gleiche.

In dieser kritischen Beurtheilung der Befunde HATSCHEK's werde ich noch bestärkt durch die frappante Ähnlichkeit, welche Ostrea auf gewissen Stadien mit Dreissensia aufweist. Es handelt sich um die Untersuchungen von HORST. Von der Furchung freilich ist auch hier nur wenig zu sagen, er bildet deutlich den ersten Somatoblast ab, hält ihn freilich ebenfalls irrthümlich für die Mutterzelle von Entoderm und Mesoderm. Sehr genau sind dagegen von ihm die Ausbildung von Mitteldarm und Schalendrüse dargestellt worden. Seine Abbildungen lassen unverkennbar eine weitgehende Übereinstimmung mit Dreissensia hervortreten, wofern an denselben wieder einige Korrekturen vorgenommen werden. Es handelt sich diesmal um eine direkte Verwechslung von Mitteldarm- und Schalendrüsenanlage. Entschieden ist auf seiner Fig. 8 die mit *o* bezeichnete Einstülpung nicht die Gastraleinstülpung, sondern die Schalendrüsenanlage, und das Umgekehrte gilt von der durch *sk* gekennzeichneten Vertiefung. Die Schalendrüsenanlage ist durch ihre großen Zellen ganz unverkennbar, und nach dieser Korrektur ist die erwähnte Zeichnung völlig identisch mit meiner Fig. 64 auf Taf. VI. Schwieriger ist auf seinen Figg. 10 und 12 zu entscheiden, was wirklich Mitteldarm- und was Schalendrüsenanlage ist, da die histologischen Details nicht hervorgehoben sind, trotzdem glaube ich in Fig. 12 wieder *d* (Darm) mit *sk* (Schalendrüse) vertauschen zu müssen, in Folge des bedeutenderen Umfanges der Schalendrüse auf diesen Stadien. Eine Reihe von Zwischenstufen fehlt endlich, bis das in Fig. 13 dargestellte Stadium erreicht wird, demgemäß lässt HORST direkt aus dem Blastoporus den Mund hervorgehen, ohne dass es vorher zu einem Verschlusse käme. Wir haben hiermit das gleiche Stadium erreicht, bei dem wir bei Teredo abbrachen, wir werden also ebenfalls an dasselbe später wieder anknüpfen.

Weit mehr ins Einzelne hinein, als es bei den marinen Lamellibranchiern der Fall war, lässt sich ein Vergleich mit den Unioniden durchführen, Dank der genauen Untersuchungen Lillie's. Da seine Arbeit alle früheren zusammenfassend berichtigt und endlich völlige Klarheit in diese so oft untersuchten Vorgänge gebracht hatte, so brauche ich mich in eine Diskussion der früheren diesbezüglichen Abhandlungen nicht mehr einzulassen, wenigstens was die jüngeren Entwicklungsstadien angeht, bei der Organbildung werden wir auch sie in weitgehendem Maße zu berücksichtigen haben.

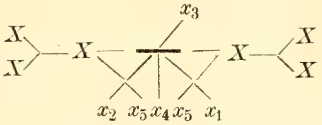
Dreissensia gleicht Unio völlig darin, dass die Furchung außerordentlich unregelmäßig verläuft, in keinem Quartett theilen sich sämmtliche Quadranten gleichzeitig. Bei Dreissensia hat die Furchung noch nicht ganz das Extrem erreicht, welches Unio aufweist, so theilt sich das zweizellige Stadium in der Regel noch gleichzeitig, oder auf dem Übergang vom fünf- zu dem achtzelligen Stadium *A*, *B* und *C* ebenfalls gleichzeitig. Im Übrigen gilt aber als Regel, dass *D* vorauseilt, sodann die beiden Seiten sich anschließen und endlich *B* als letzte Zelle in der Theilung folgt. Der Typus der Furchung lässt also bei beiden Formen ein durchaus gleiches Verhalten erkennen, völlig verschieden bei beiden ist aber die Art und Weise, wie derselbe in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Bildung einzelner Komplexe verfährt.

Um kurz den Hauptunterschied in der Entwicklung beider Formen hervorzuheben, so handelt es sich um ein starkes Überwiegen der ersten Ektodermgeneration bei Dreissensia gegenüber einem gleichen Verhalten der zweiten Generation bei Unio. Diese Verschiedenheit ist zurückzuführen auf die tiefgreifenden Veränderungen, welche die Larve von Unio gegenüber der Trochophoralarve erlitten hat, sie ist eine direkte Folge dieser ursprünglich auf weit späteren Stadien vollzogenen Veränderungen. Begründen wir diesen Satz nun im Einzelnen.

Schon auf dem Übergange vom neun- zum sechzehnzelligen Stadium tritt ein Überwiegen des unteren Poles gegenüber dem oberen bei Unio hervor, indem die vegetativen Zellen sich zuerst theilen, bei Dreissensia verhalten sie sich, zum wenigsten in der Mehrzahl der Fälle, umgekehrt. Noch mehr tritt dieses verschiedene Verhalten auf den nächsten Stadien hervor. Bis zum 26zelligen Stadium sehen wir bei Dreissensia die acht Zellen der ersten Ektodermgeneration bereits vollständig wieder getheilt, bei Unio beginnen dieselben ihre neue Theilung nach dem 27zelligen Stadium und vollenden dieselbe erst auf dem 45zelligen Stadium, wo bei Dreissensia sich ihre Zahl bereits auf 25 vermehrt hat. Zum Ausgleiche besitzen dagegen die Zellen der zweiten Ektodermgeneration bei Unio ein Übergewicht gegenüber Dreissensia. Dieselben bestehen bei ersterer Muschel auf dem 38zelligen Stadium bereits aus zwölf Zellen, einschließlich des larvalen Mesoblasts und ausschließlich des ersten Somatoblasten, bei Dreissensia dagegen erst aus vier Zellen, ebenfalls ausschließlich des ersten Somatoblasten. Die Theilungen dieser zweiten Generation erfolgen bei Unio verhältnismäßig regelmäßig auf einander, bei Dreissensia weisen sie den unregelmäßigsten Verlauf aller Theilungskomplexe auf. Die erste Neutheilung (von c_2) findet statt nach dem 27zelligen Stadium, die zweite und dritte (a_2 und b_2) erst nach dem 42zelligen Stadium, bei Unio theilen sie sich gleichmäßig nach dem 18zelligen Stadium. Eine einfache Tabelle mag uns das eben Erläuterte nochmals klar vor Augen führen. Es besitzen auf dem 46zelligen Stadium von der:

	Dreissensia	Unio
I. Ektodermgeneration	25	16
II. Ektodermgeneration	6	10 + 2 (larv. Mesobl.)
I. Somatoblast	6	7
III. Ektodermgeneration	4	5
II. Somatoblast	1	2
Vegetative Zellen	4	4
	46	46

Dieses verschiedene Verhalten der beiden ersten Ektodermgenerationen übt naturgemäß seinen Einfluss auch auf die zeitliche Folge der übrigen Theilungskomplexe aus, derart, dass z. B. die erste Bilateraltheilung des ersten Somatoblasten bei Unio auf weit jüngeren Stadien sich vollzieht als bei Dreissensia, oder dass der zweite Somatoblast M bei Unio sich bereits nach dem 27zelligen Stadium ausbildet, bei Dreissensia erst nach dem 42zelligen. Diese Unterschiede haben an sich keine Bedeutung, es sind nur die unmittelbaren Folgen des verschiedenen Verhaltens der Ektodermgenerationen. Denn im Übrigen stimmen die Theilungen der beiden Somatoblasten völlig bei beiden Formen mit einander überein, hier wie dort erfolgt vom ersten Somatoblast zunächst das Abstoßen vier kleinerer Derivate in ganz entsprechenden Richtungen, dann die Bilateraltheilung, und nach derselben die erneute Abschnürung von x_5, worauf wieder Bilateraltheilungen folgen. Und selbst die Eigenthümlichkeit, dass bei der zweiten Bilateraltheilung rechte und linke Seite sich nicht ganz gleichzeitig theilen, findet sich bei Unio, wiederholt sich aber bei Dreissensia auch noch bei der dritten Bilateraltheilung. Das Schema der Theilungen des ersten Somatoblasten, welches Lillie für Unio angegeben hat, gilt völlig auch für Dreissensia.



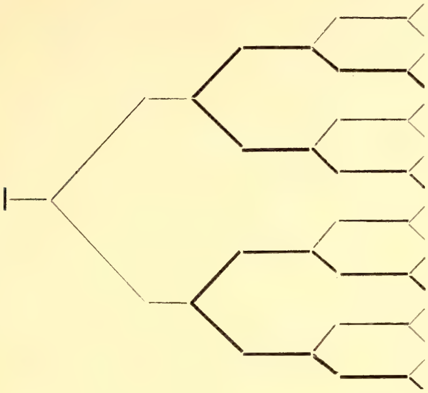
Auch das Verhalten des zweiten Somatoblasten zeigt volle Übereinstimmung bei beiden Formen, er ist in einem besonderen Kapitel bereits früher behandelt worden.

Bildung von Mitteldarm und Schalendrüse vollziehen sich bei Unio in ähnlicher Weise wie bei Dreissensia. Mit der mächtigen Ausbildung der Schalendrüse kontrastirt bei Unio scharf die wenig umfangreiche Anlage des Darmes. Der ursprünglich weite Blastoporus verschließt sich ebenfalls unter einer Verschiebung von hinten nach vorn. Lillie führt diese Verschiebung allein auf eine starke Ausdehnung der Ventralplatte zurück, ich habe oben dargelegt, dass die Ausstülpung der Schalendrüse diese Verschiebungen nicht unwesentlich unterstützt.

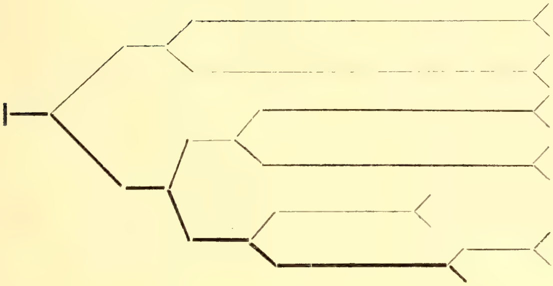
Wiederum brechen wir hier mit dem Vergleiche ab, um später an diese Stelle wieder anzuknüpfen.

Unter den Lamellibranchiern bleiben uns endlich noch die Cycladiden zu betrachten übrig. Von Pisidium ist aus den älteren Arbeiten betreffs Einzelheiten wenig oder nichts zu ersehen, genauer untersucht ist dagegen Cyclas. Die älteren Arbeiten über diese Muschel kann ich übergehen, von den neueren hat Ziegler mehr der Organogenese seine Aufmerksamkeit zugewandt, Stauffacher dagegen die Furchung ins Einzelne hinein verfolgt. Sehr auffallend ist, dass hier nach seiner Darstellung ein anderer Furchungstypus auftritt, als bei sämmtlichen bisher betrachteten und auch noch zu betrachtenden Mollusken. Bisher verlief bei aller Unregelmäßigkeit der Furchungsmodus stets derart, dass die Vermehrung der Furchungskugeln sich nach der Reihe 2 . . . 4 . . . 8 . . . 16 . . . 32 etc. vollzog. Vier vegetative Zellen bildeten stets die Grundlage der späteren Mitteldarmeinstülpung, hier vertritt ihre Stelle nur eine einzige, sehr große Zelle, welche successive eine Reihe von Mikromeren abgiebt, die sich sodann nach ihrer Abschnürung von Neuem theilen. Ein erster Somatoblast ist nicht entwickelt, also eine ganze Anzahl tiefgreifender Unterschiede. Diese Unterschiede lassen sich kurz in zwei Schemata bringen, wobei die stärker gezogenen Linien die vegetativen Zellen bezeichnen, die schwächeren die Ektodermzellen.

Dreissensia:



Cyclas:



Bildung von Schalendrüse und Mitteldarm gewinnen auf späteren Stadien wieder mehr Ähnlichkeit mit den entsprechenden Stadien der übrigen Lamellibranchiaten. Der langgestreckte Blastoporus verengt sich nach ZIEGLER und schnürt sich schließlich völlig ab, ähnlich wie bei Pisidium nach RAY LANKESTER, immer bleibt aber die Darmanlage eng dem Ektoderm anliegend.

Als zweite, weil am genauesten untersuchte Klasse, wählen wir zum Vergleiche die Gastropoden und unter diesen speciell zunächst die Prosobranchier.

Um den Vergleich möglichst übersichtlich durchführen zu können, greife ich die am genauesten untersuchte Form heraus, Crepidula (CONKLIN), die älteren Arbeiten nur gelegentlich vergleichsweise heranziehend.

Die Furchung der Prosobranchier unterscheidet sich von derjenigen der Lamellibranchiaten vor Allem durch ihre Regelmäßigkeit, jedes Quartett lässt seine Quadranten völlig oder nahezu völlig gleichzeitig theilen. Alle vier Makromeren, die sich meist durch besondere Größe und Dotterreichthum auszeichnen, sind gleich groß, im Übrigen entsprechen sich zunächst 4, 8 und 16zelliges Stadium völlig. Ein wichtiger Unterschied tritt aber doch schon auf diesen Stadien auf, die Bildung des ersten Somatoblasten unterbleibt, die entsprechende Zelle zeigt nichts Außergewöhnliches, weder in Lage noch in Größe. Höchstens lassen sich einzelne Derivate von d_2 mit denen des ersten Somatoblasten vergleichen, wie es Conklin versucht, später finden sich an der entsprechenden Stelle einige mehr oder weniger regelmäßige Zellreihen, die Fuß und Schalendrüse den Ursprung geben. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass alle drei Ektodermgenerationen sich ziemlich gleichmäßig weiter theilen, ohne zunächst die eine oder die andere besonders zu bevorzugen. Ein Vergleich des 52zelligen Stadiums von Crepidula mit dem 54zelligen von Dreissensia wird uns dies klar zeigen.

	Crepidula	Dreissensia
I. Ektodermgeneration	15	29
II. Ektodermgeneration	16	7 + 8 (I. Somatoblast)
III. Ektodermgeneration	8	4
IV. Generation (Mesobl. + Ent.)	9	2
Vegetative Zellen	4	4
	52	54

Aber bald macht sich sehr stark ein Überwiegen der zweiten Ektodermgeneration geltend. So besitzt auf dem 88zelligen Stadium Crepidula nur 23 Zellen der ersten Ektodermgeneration, dagegen 32 der zweiten Ektodermgeneration, und dies hat seinen Grund darin, dass bei Crepidula der Hauptbestandtheil des Velums von der zweiten Generation geliefert wird. Von der ersten treten nur die turret-cells in die Bildung des Velums ein, oder doch wenigstens zum Theil, es sind die Zellen $a_{1\cdot1}$ bis $d_{1\cdot1}$, die Hauptmasse aber liefert die zweite Generation und möglicherweise selbst noch Theile der dritten. Hierdurch ist ein charakteristischer Unterschied gegen Dreissensia gewonnen, wo gerade die Zellengenerationen, denen auch die turret-cells der Prosobranchier angehören, die Hauptmasse des Velums bilden. Die weiteren Theilungen der Zellen des animalen Poles mit denen von Dreissensia vergleichen zu wollen, würde ein fruchtloses Unternehmen sein, da die eigenthümlichen regelmäßigen Bildungen, zu denen sich die Zellen der ersten Generationen anordnen, bei Dreissensia nicht hervortreten. Diese sog. Kreuzarme finden sich bei fast allen Gastropoden, bei Chiton, bei Prosobranchiern, Opisthobranchiern und Pulmonaten, und weiterhin auch bei den Anneliden, ohne dass jedoch die ähnlichen Bildungen überall und in allen Gruppen einander völlig homolog wären.

Die Furchung der Opisthobranchier, bei denen ich mich im Wesentlichen an die Umbrella-Entwicklung von HEYMONS und die Aplysia-Entwicklung von CARAZZI halte, schließt sich außerordentlich eng an die der Prosobranchier an. Sie zeichnet sich ebenfalls durch eine sehr weitgehende Regelmäßigkeit aus, die drei Ektodermgenerationen folgen unmittelbar in ihrer Bildung (bei Aplysia und Thetys fimbriata greift die Theilung der zweiten Generation in die Bildung der dritten hinein) auf einander, um sich dann eben so gleichmäßig weiter zu theilen, bis dann bei der zweiten Theilung die zweite das Übergewicht gewinnt und den übrigen vorauseilt, ganz wie bei Crepidula. Eine Tabelle wird uns dieses wieder erläutern, indem ich das 55zellige Stadium von Umbrella und Aplysia mit dem 54zelligen von Dreissensia vergleiche.

	Dreissensia	Umbrella	Aplysia
I. Ektodermgeneration	29	12	12
II. Ektodermgeneration	15 (7 + 8)	24	24
III. Ektodermgeneration	4	10	10
IV. Generation (Mesobl. + Ent.)	2	5 (2 + 3)	5 (2 + 3)
Vegetative Zellen	4	4	4
	54	55	55

Der erste Somatoblast fehlt ebenfalls, die Zelle d_2 ist in nichts von dem übrigen Quadranten der zweiten Generation verschieden. Dass auch hier am animalen Pole regelmäßig geformte Felder auftreten, erwähnte ich schon, sie näher zu diskutiren, ist für uns bedeutungslos.

Es bleiben uns endlich von den Gastropoden noch die Pulmonaten zu betrachten übrig. Am eingehendsten sind wir über diese Gruppe in einem vorläufigen Berichte von HOLMES über Planorbis trivolvis unterrichtet. Enger Anschluss an die Prosobranchier lässt sich auch hier sofort wahrnehmen, bestehend in sehr gleichmäßiger, regelmäßiger Theilung aller drei Ektodermgenerationen. Ein bemerkenswerther Charakterzug der Furchung von Planorbis ist das frühe Hervortreten der Trochoblasten $a_{1\cdot 1}$ bis $d_{1\cdot 1}$, also der turret-cells von Crepidula. In der Theilung eilt sodann die zweite Generation der ersten etwas voraus, wird jedoch bald von der ersten im Wesentlichen in Folge der frühen Theilung der turret-cells wieder eingeholt, so dass so große Differenzen, wie bei Crepidula, nicht auftreten. Trotzdem liefert aber auch hier die zweite Ektodermgeneration, bis auf die oben erwähnten Trochoblasten $_{1\cdot 1}$, vollständig das Velum. Die dritte Generation bleibt von seiner Bildung ganz ausgeschlossen. Auch Planorbis lässt auf späteren Stadien am animalen Pol die Kreuzarme hervortreten und zeigt darin wiederum ihre Übereinstimmung mit den Prosobranchiern, welche am klarsten in einer Tabelle ihren Ausdruck finden:

	Planorbis	Crepidula	Dreissensia
I. Ektodermgeneration	16	15	25
II. Ektodermgeneration	16	16	15
III. Ektodermgeneration	8	8	4
IV. Generation (Mesobl. + Ent.)	3 + 2 (M.)	6	1 (M.)
Vegetative Zellen	4	4	4
	49	49	49

Ein erster Somatoblast fehlt ebenfalls.

Eng an Planorbis schließt sich Limax an, die völlige Unterdrückung des Velums hat hier die Gleichmäßigkeit der Furchung nicht beeinträchtigt, das 48zellige Stadium setzt sich aus genau den gleichen Zellen zusammen wie bei Planorbis.

Kurz erwähnen will ich schließlich von den Gastropoden noch die Pteropoden und Heteropoden. Die Untersuchungen sind hier entsprechend den Anforderungen der Jetztzeit noch wenig vorgeschritten, so dass ein ins Einzelne gehender Vergleich zunächst noch unmöglich ist. Neben den älteren Arbeiten Fol's haben wir eine neuere Untersuchung von Knipowitsch über Clione, dieselbe beschränkt sich aber fast ganz auf Gastrulation und Mesodermbildung. In neuester Zeit endlich hat Carazzi einige kurze Mittheilungen über die Entwicklung von Pneumodermon gegeben, wonach sich die Furchung der Pteropoden sehr stark derjenigen der Opisthobranchier anschließt.

Indem wir uns nun den primitiveren Mollusken zuwenden, wollen wir zunächst Chiton ins Auge fassen. Die ältere Darstellung von

Kowalewsky ist zu einem näheren Vergleiche nicht ausreichend, es scheint nur so viel daraus hervorzugehen, dass der Prototroch aus der zweiten Hälfte der ersten Ektodermgeneration seine Entstehung nimmt. Genauer sind die Untersuchungen Metcalf's, es kommt nach demselben ebenfalls zur Ausbildung der charakteristischen Rosetten und Kreuze, doch ist auch von ihm Herkunft und Schicksal der einzelnen Komplexe noch nicht genügend festgestellt. Erst Heath verdanken wir in neuester Zeit eine genaue Feststellung der Zellfolge von Ischnochiton. Im Großen und Ganzen spricht sich darin eine bedeutende Übereinstimmung mit den Prosobranchiern aus. Das Velum wird zum größeren Theile aus Zellen der ersten Ektodermgeneration ($a_{1 \cdot 1}$ und $a_{1 \cdot 2 \cdot 2}$) geliefert, dazu treten aber noch einzelne Komplexe der zweiten Generation. Der erste Somatoblast tritt eben so wenig wie bei den Prosobranchiern schärfer abgegrenzt hervor, sehr scharf dagegen die Kreuzbildungen des animalen Poles.

Nähert sich Chiton mehr dem Gastropodentypus, so zeigen die Solenogastren (Dondersia) nach den Untersuchungen Pruvot's mehr den Furchungstypus der Lamellibranchiaten, wenigstens auf den jüngeren Stadien. Das vierzellige Stadium besteht aus einer großen und drei kleineren Zellen, das achtzellige geht aus der Theilung dieser vier hervor und besteht also aus sieben kleinen und einer großen Zelle. So weit reicht die Übereinstimmung, nun soll sich die große Zelle in zwei gleich große Hälften theilen und das Entoderm darstellen, während die übrigen Zellen sich normal weiter theilen. Eine Invaginationsgastrula führt sodann den Furchungskeim in die Larve über, von der später noch die Rede sein wird.

Nicht minder dürftig sind die Angaben über die Furchung von Dentalium. Ein vierzelliges Stadium tritt auf, welches dem der Lamellibranchiaten gleicht, auch einzelne spätere Stadien erinnern an dieselben, aber im Einzelnen ist das Schicksal der verschiedenen Zellkomplexe noch viel zu wenig aufgeklärt.

2. Anneliden.

Gegenüber dem abweichenden Verhalten von Gastropoden und Lamellibranchiaten sind um so auffallender die Beziehungen zwischen letzteren und den Anneliden. Der Gefahr einer Überschätzung von Ähnlichkeiten in Rücksicht auf phylogenetische Spekulationen wohl bewusst, ist es mir dennoch ganz undenkbar, in den gegenseitigen Beziehungen beider Gruppen, die im Folgenden aus einander zu setzen sind, nichts weiter als Konvergenzerscheinungen zu sehen, zumal dieselben sich bis in die minutiösesten Einzelheiten hinein verfolgen lassen, auf der anderen Seite freilich auch wieder Sonderheiten zeigen, die auf eine in späteren Stadien allmählich immer schroffer werdende Divergenz zurückzuführen sind. Als Grundlage für einen Vergleich wählen wir die Nereis-Entwicklung von Wilson, ohne dabei die neueren Arbeiten auf diesem Gebiete zu vergessen.

Auch bei den Anneliden ist in der Mehrzahl der Fälle der Typus der Furchung ein durchaus regelmäßiger, ein 4-, 8-, 16- etc. zelliges Stadium folgen mehr oder minder genau auf einander. Das Extrem in dieser Hinsicht erreichen nach Mead Amphitrite und Clymenella, wo die nahezu mathematische Regelmäßigkeit sich bis zum 64zelligen Stadium fortsetzt, noch übertroffen von Lepidonotus, dessen 64zelliges Stadium völlig radiären Bau aufweist. Daneben kommen jedoch auch Formen von zeitlich sehr unregelmäßigem Typus vor, wie Capitella nach Eisig.

Betreffs der zeitlichen Folge der einzelnen Ektodermgenerationen herrscht eine außerordentliche Übereinstimmung zwischen Nereis und Dreissensia. Die erste Ektodermgeneration eilt ebenfalls den übrigen voraus, es drückt sich dies schon auf jüngeren Stadien aus, von denen wir einige zum Vergleiche neben einander stellen wollen.

	Nereis	Dreissensia	Unio
I. Ektodermgeneration	16	16	9
II. Ektodermgeneration	3	4	6
I. Somatoblast	2	4	4
III. Ektodermgeneration	4	1	4
Vegetative Zellen	4	4	4
	29	29	27

Noch mehr ausgeprägt ist dieses Verhalten auf späteren Stadien, wir brauchen nur die drei Ektodermgenerationen auf dem 58zelligen Stadium von Nereis dem 57zelligen von Dreissensia gegenüberzustellen.

	Nereis	Dreissensia
I. Ektodermgeneration	36	29
II. Ektodermgeneration	12	15
III. Ektodermgeneration	4	4

Dieses Verhalten gewinnt dadurch eine tiefere Bedeutung, dass bei Nereis ganz wie bei Dreissensia die Zellen der ersten Ektodermgeneration im Wesentlichen den Prototroch liefern. Wir sahen, dass bei Dreissensia die Velarzellen sich im Wesentlichen aus den Zellgenerationen $_{1\cdot1\cdot1}$ und $_{1\cdot1\cdot2}$ herleiteten, wobei freilich eine geringe Antheilnahme von Zellen der zweiten Generation nicht ausgeschlossen erschien. Bei Nereis leitet Wilson den primären Prototroch aus den gleichen Zellgenerationen ab, wobei er nur die Zellen $_{1\cdot1\cdot2\cdot2}$ zunächst von seiner Bildung ausschließt; vermuthungsweise äußert er, dass auch $_{1\cdot2\cdot1}$ und $_{1\cdot2\cdot2}$ (intermediate girdle cells) daran Theil hätten, indem sie in der Bildung einer zweiten, schmäleren Zellenreihe aufgehen. Ergänzende Untersuchungen von Mead an Anneliden haben indessen dargethan, dass dennoch die ganze Generation $_{1\cdot1}$ an der Bildung des Prototrochs Theil hat, dass ferner bestimmt einige Zellkomplexe der zweiten Ektodermgeneration, nämlich a—$c_{2\cdot1\cdot1}$ und a—$c_{2\cdot1\cdot2}$ dabei betheiligt sind, indem sie die Lücken zwischen den Quadranten der ersten Generation ausfüllen. Dessgleichen gehen bei Capitella nach Eisig wenigstens alle Zellen der Generation $_{1\cdot1}$ in den Prototroch über.

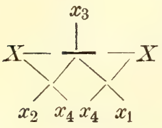
Interessant ist es, dass wir analoge Fälle von der Unterdrückung des Prototrochs und mithin verlangsamte Theilung der Ektodermgenerationen auch unter den Anneliden antreffen. Bei Chaetopterus, dessen Prototroch nicht ausgebildet ist, theilen sich nach Mead die Prototrochzellen anormal und fehlen die charakteristischen Bildungen am animalen Pole völlig.

Die weiteren Bildungen am animalen Pole in Form der Rosettenzellen und der Kreuzarme, die bei den meisten Anneliden auftreten, fehlen, wie gesagt, bei Dreissensia, und hierin liegt ein starker Gegensatz zu den ersteren. Direkt nach dem 32zelligen Stadium erfolgt die Bildung der Rosette-cells bei Nereis. Bei Dreissensia gehen die entsprechenden Theilungen erst auf dem 42zelligen Stadium ($d_{1\cdot3}$) und auf dem 54zelligen Stadium ($a_{1\cdot3}$, $b_{1\cdot3}$, $c_{1\cdot3}$) vor sich, auch ist Richtung der Abspaltung, sowie definitive Lagerung der Tochterzellen eine völlig verschiedene. Auch auf späteren Stadien war keine Spur ähnlicher Gebilde aufzufinden.

Wir kommen nun zu der Besprechung des ersten Somatoblasten. Bei Nereis macht derselbe, wenn auch von etwas geringerem Umfange, zunächst ganz dieselben Theilungen durch, d. h. er giebt drei kleinere Derivate, zwei nach rechts und links unten und eins nach oben, ab. Sodann erfolgt die erste Bilateraltheilung. Unio und Dreissensia weisen dagegen vor derselben noch eine vierte spiralige Theilung auf, und zwar nach unten zwischen x_1 und x_2. Eine höchst eigenthümliche Beziehung zeigt nun Dreissensia zu Nereis in so fern, als die

Spindel zu x_4 sich völlig bilateral zunächst einstellt und dann erst eine Drehung in der Richtung der späteren Abschnürung von x_4 erfährt. Sollte dies ein Hinweis darauf sein, dass ursprünglich auch bei den Lamellibranchiern nur drei Derivate vor der Bilateraltheilung abgestoßen wurden? Die Antwort ist für diesen einzelnen Fall schwer zu geben.

Im Übrigen entspricht jedoch die nächste Theilung von X bei Nereis, welche zur Abschnürung von x_4 führt, der Lage nach durchaus x_4 von Dreissensia und Unio, wie das nebenstehende Schema zeigt. Die nächste Theilung weicht in ihrer Richtung jedoch bereits von Dreissensia ab, und diese Abweichung prägt sich auf den späteren Stadien immer mehr aus, indem nunmehr die späteren Organe, die aus diesen Zellkomplexen sich herleiten, deutlicher ihren Einfluss geltend machen. Bei Nereis folgen noch zahlreiche Theilungen, welche den Somatoblasten in die umfangreiche Ventralplatte überführen, bei Dreissensia erfolgt eine scharfe Scheidung in die Schalendrüse auf der einen Seite, welche nach Abschnürung von x_5 den ganzen Rest des ersten Somatoblasten für sich beansprucht, und in die Ventralplatte andererseits, welche nun ebenfalls eine starke Vergrößerung erfährt.



Während x_3 bei Dreissensia in der Masse der anliegenden Ektodermzellen verschwindet, ohne dass eine besondere Bildung aus ihr abzuleiten wäre, soll bei Nereis x_3 (im Vereine mit x_6?) die dorsale, mittlere Region des Körpers liefern, während die beiden Theile der eigentlichen Ventralplatte aus einander und ventralwärts rücken. Außerdem sollen noch $a_{2\cdot 1}$, $b_{2\cdot 1}$ und $c_{2\cdot 1}$ Antheil an der Bildung der seitlichen dorsalen Körpertheile haben. In einer neueren Untersuchung weist Mead jedoch diese Darstellung als einen Irrthum zurück, die ganze dorsale Körperhälfte wird vom ersten Somatoblasten geliefert. Im Übrigen verhält sich der Somatoblast von Amphitrite, um welchen Anneliden es sich hier handelt, in Bezug auf Anordnung und Reihenfolge der Theilungen des ersten Somatoblasten recht verschieden von Nereis, auf sie einzugehen, ist hier nicht unsere Aufgabe. Capitella dagegen zeigt nach Eisig im Wesentlichen eine Übereinstimmung mit Nereis, wenn auch im Einzelnen Besonderheiten auftreten, so vor Allem in der außerordentlich frühen Differenzirung des ersten Somatoblasten. Beziehungen mit den übrigen Annelidengruppen (Oligochäten und Hirudineen) sind überhaupt nicht mehr vorhanden, da diese aus den Polychäten hervorgegangen, sich weit von dem ursprünglichen Typus entfernt haben, die fortschreitende Entwicklung namentlich in der außerordentlich hohen Differenzirung der Ventralplatte bekundend.

3. Turbellarien.

Da viele Andeutungen vorhanden sind, dass wir in diesen Formen den gemeinsamen Ursprung von Anneliden und Mollusken zu suchen haben, so liegt es nahe, auch sie zu einem Vergleiche heranzuziehen. Die erste ausführliche Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte der Turbellarien ist diejenige von LANG. Äußerlich gleicht die Furchung durchaus dem spiraligen Typus von Anneliden und Mollusken. Es werden von einem vierzelligen Stadium drei Generationen abwechselnd dexiotrop und leiotrop abgeschnürt, aber das Schicksal und die Bedeutung ist ein völlig verschiedenes. Denn nur die erste abgeschnürte Generation stellt Ektodermzellen dar, die zweite und dritte dagegen Mesodermzellen, und die vier Makromeren endlich das Entoderm.

In neuerer Zeit hat man versucht, dieses abweichende Verhalten theils auf einfache Beobachtungsfehler zurückzuführen (MEAD), theils aber auch, durch erneute Beobachtungen weitere Anhaltspunkte und Aufschluss zu erhalten. Das letztere hat WILSON versucht und er fand bei Leptoplana, dass nur die zweite Generation Mesoderm liefere, und zwar erst nach Abgabe je dreier Ektodermelemente. Betreffs der dritten Generation ist höchstens ein kleiner Bruchtheil an der Bildung des Mesoderms betheiligt. Die Schwierigkeit eines Vergleiches ist hierdurch stark vermindert, alle drei Generationen liefern so wenigstens mehr oder weniger große Partien des Ektoderms, und die Bildung des Mesoderms findet ihr Homologon in dem larvalen Mesoblast, und weiter in entsprechenden Bildungen bei Capitella, Physa und anderen, Verhältnisse, auf die ich oben bereits ausführlicher eingegangen bin.

4. Rotatorien.

Schließlich sei noch eine letzte Thiergruppe erwähnt, die stets in enge phylogenetische Beziehungen zu Mollusken und Anneliden gebracht wurde, die Rotatorien. Von neueren Arbeiten über dieselben erwähne ich die von ZELINKA, JENNINGS und CAR. Äußerlich verläuft die Furchung zunächst überraschend ähnlich. Wir sehen einen Zerfall in eine größere und eine kleinere Hälfte und eine Theilung derselben in ein vierzelliges Stadium, welches aus einer größeren und drei kleineren Zellen besteht, genau demjenigen der Lamellibranchiaten gleichend. Sodann theilt sich zunächst die größere, hintere Makromere und dann die drei kleineren, vorderen Zellen. Das so entstandene achtzellige Stadium gleicht wiederum in vielen Punkten dem entsprechenden der Lamellibranchier, wir haben sogar dieselbe Neigung des animalen zu dem vegetativen Quartett. Diese Verschiebung schreitet bei den Rotatorien jedoch weiter fort, bis das Vorderende direkt erreicht ist, und so gewinnen im weiteren Verlaufe die einzelnen Furchungsstadien ein immer fremderes Aussehen gegenüber den Lamellibranchiaten, wie dies namentlich in der Ausbildung langer Zellenreihen hervortritt.

Aber auch die Ähnlichkeit der jüngeren Stadien hält einem direkten, morphologischen Vergleiche nicht Stand. Die Vertheilung von Ekto- und Entoderm auf dem vier- und achtzelligen Stadium ist in beiden Gruppen durchaus verschieden. Bei den Rotatorien liegt das Entoderm allein in der hinteren, großen Makromere enthalten, durch Umwachsung wird sie ins Innere verlagert. Auf dem achtzelligen Stadium sind also die sieben Mikromeren rein ektodermal, bei den Mollusken enthalten sie noch wichtige andere Bestandtheile. Selbst die leisen Beziehungen, welche Zelinka mit Anodonta und Teredo zu finden glaubt, sind hinfällig, ganz zu schweigen davon, dass keiner der beiden Somatoblasten ausgebildet wird, ein eigentlicher Mesoblast also völlig fehlt.

Um alles Bisherige zusammenzufassen, will ich endlich kurz die Principien andeuten, welche die Furchung im Allgemeinen beherrschen. Wir verdanken eine außerordentliche Förderung dieses Gegenstandes namentlich den amerikanischen Forschern (Wilson, Lillie, Conklin), wesshalb ich vor Allem auf sie verweisen kann. Mir kam es bei dem genauen Studium der Furchung vor Allem darauf an, eine sichere Grundlage für die Organbildung zu erlangen; wir werden später sehen, dass die Differenzirung der Larve mit der Furchung noch durchaus nicht beendet ist, dass ähnliche Gesetze, wie sie die Furchung aufweist, auch später noch ihre Gültigkeit bewahren.

Der sowohl Mollusken wie Anneliden zu Grunde liegende Furchungstypus ist unstreitig derjenige einer successive auf einander folgenden Theilung von 1 zu 2, zu 4 ... 8 ... 16 ... 32 ... 64 Zellen. Dieser Typus erleidet nun die mannigfachsten Variationen, sei es in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Theilungen, sei es in der Hervorhebung einzelner Zellen durch besondere Größe, sei es durch das Auftreten besonders gerichteter Theilungen, von Bilateraltheilungen. Stets lässt sich der specielle Modus im Einzelnen zurückführen auf die Organisation der späteren Larve. Eine Gegenüberstellung der uns hier am meisten interessirenden Formen, von Dreissensia und Unio, wird uns diesen Satz sehr klar beleuchten. Beiden gemeinsam ist eine stark entwickelte Schale, beide besitzen desshalb auch gleich mächtig entwickelt einen ersten Somatoblasten. Aber weiter — dort haben wir eine typische Trochophoralarve mit mächtig entwickeltem Velum, die erste Ektodermgeneration eilt in ihrer Ausbildung und Mächtigkeit allen anderen voraus, hier bei Unio tritt eine stark reducirte Larvenform, die Glochidiumlarve, auf, deren auffallendstes Charakteristikum die beiden seitlichen larvalen Mantelfalten bilden, die zweite Ektodermgeneration, welche denselben ihre Entstehung giebt, besitzt ein bedeutendes Übergewicht an Größe wie Zellenzahl, die erste Generation bleibt dagegen zurück, da das Velum unterdrückt ist. Auf äußerst jungen Stadien macht sich bereits der Unterschied in der Ausbildung beider Larvenformen bemerkbar, der Keim von 20 bis 30 Zellen enthält bereits die ersten Anzeichen der immer stärker werdenden Divergenz. Ein weiteres wichtiges Merkmal der Glochidiumlarve ist der larvale Adductormuskel. Er koncentrirt seine ganze Anlage in dem »larvalen Mesoblast«, d. h. in Mesenchymzellen der zweiten Generation, die durch den zweiten Somatoblast allmählich unterdrückt und ersetzt wurden. Jetzt gewinnen sie plötzlich wieder eine erhöhte Bedeutung, sie übertreffen an Ausdehnung fast wieder den zweiten Somatoblasten. So erklärt sich die schwache Ausbildung des »larvalen Mesoblasts« bei der Trochophoralarve, erst sekundäre Vorgänge vermochten seine starke Ausbildung herbeizuführen.

Wohin wir uns also wenden mögen, stets tritt als das die Furchung beherrschende Princip die spätere Organisation der Larve hervor, ein Organ, das auf späteren Stadien des Entwicklungsganges seine Entstehung genommen haben muss, vermag je nach seiner Bedeutung mehr oder minder tief in den ursprünglichen Furchungsmodus modificirend einzugreifen, indem es auf immer jüngere Stadien seine Anlage zurückverlegt, den einen oder anderen Zellenkomplex möglichst für sich in Anspruch nehmend und möglichst früh von fremden Bestandtheilen scheidend. So findet die Sonderung des ersten Somatoblasten als Anlage von Schalendrüse und Ventralplatte, so das Überwiegen der ersten Ektodermgeneration bei Dreissensia als Anlage von Velum und Scheitelplatte, so das Hervortreten der zweiten

Ektodermgeneration bei Unio als Anlage des larvalen Mantels, so endlich die Ausbildung eines mächtigen »larvalen Mesoblasts« als Anlage des Adductormuskels seine volle Erklärung und Begründung.

V. Die Ausbildung der fertigen Trochophoralarve und ihre Umwandlung in die spätere Muschel.

Wir verließen die junge Larve als einen winzigen Organismus, ausgestattet mit einem funktionsfähigen Darmkanal, einem Lokomotionsorgan in Gestalt des Velums und einem Schutzorgan in Form der Schale. Die nun folgende Entwicklungsperiode zeichnet sich dadurch aus, dass sie diese immer noch auf sehr unfertigem Zustande verharrenden Organe zu einer vollendeteren Thätigkeit entfaltet und zugleich sämmtliche der späteren Muschel angehörigen Organe anlegt und zu einer mehr oder minder vollkommenen Funktionsfähigkeit bringt. Auszunehmen sind hiervon nur die Geschlechtsorgane, da dieselben erst nach der Festheftung der Larve sich differenziren. Daneben treten besondere Larvenorgane auf, welche, wie Urniere und bestimmte Muskelsysteme, nur eine beschränkte Dauer ihrer Thätigkeit besitzen, mit der Umgestaltung der Larve überflüssig werden und somit der Resorption anheimfallen, abgelöst durch andere, den neuen Bedürfnissen des veränderten Organismus in besserem Maße entsprechende Organe.

Ehe ich nun auf die Einzelschilderung der Anlagen der verschiedenen Organe eingehe, will ich kurz den allgemeinen Gang der Gestaltsveränderungen schildern, um so das Verständnis der zum Theil recht komplicirten Umlagerungsverhältnisse in Beziehung zu den einzelnen Organanlagen zu erleichtern. Zugleich werden wir hierdurch zu einer konsequenten Bezeichnung der einzelnen Körperregionen gelangen. Dieselben erleiden im Laufe der Entwicklung mannigfache Verschiebungen, so dass wir als einheitliche Bezeichnungen durchaus nur diejenigen des fertigen Organismus zu Grunde legen wollen.

Die junge Trochophoralarve besitzt also eine seitlich komprimirte Gestalt, die von den beiden Schalenklappen umschlossen wird, während über den Vorderrand das Velum als ein ringförmiger Wulst hervorragt. In der Mitte des Velums liegt die verdickte Scheitelplatte mit einem Büschel langer Cilien. Der Darmkanal besteht aus Vorderdarm, einem erweiterten Mitteldarm, der seitlich die Anlage der Lebersäckchen enthält, und einem einfachen Dünn- und Enddarm. So stellt sich uns etwa Fig. 47 auf Taf. IV dar. Das nächste direkt anschließende Stadium zeigt uns Fig. 49 auf Taf. V. Zwei neue

Organkomplexe sind aufgetreten, Urniere und Muskelsystem. Erstere, aus einer Ektodermwucherung hervorgegangen, liegt als einfaches, mit einer Wimperzelle abschließendes Rohr zu beiden Seiten des Körpers, das Muskelsystem besteht aus zwei scharf zu scheidenden Komplexen, einem rein larvalen und einem zweiten, der sich auch in der späteren Organisation der Muschel wiederfindet. Letzterer stellt den vorderen Schließmuskel dar, unmittelbar hinter dem hinteren Velarrand gelegen (*vs*) und einen einfachen Querstrang von Mesodermzellen bildend, die larvalen zerfallen in drei Systeme, die wir als dorsales, mediales und ventrales Retractorsystem (*dr*, *mr* und *vr*) bezeichnen wollen. Sie verlaufen in der Längsrichtung zu beiden Seiten und dienen dazu, Velum und Körper in die Schalenklappen zurückzuziehen. Weiter hat das Velum eine Differenzirung in zwei Cilienkränze erfahren, von denen der obere mit langen Cilien ausgestattet ist, der untere dagegen sehr zahlreiche kurze Flimmerhaare trägt. Zugleich beginnt an der Oberseite des Velums sich ein roth- bis dunkelbraunes Pigment abzulagern, welches auf den folgenden Stadien an Ausdehnung immer mehr zunimmt und mit Ausnahme der Scheitelplatte die Vorderseite völlig bedeckt.

Successive beginnt nun die Larve an Umfang zuzunehmen. Die ersten Veränderungen betreffen den Darmkanal. Zu beiden Seiten des Mitteldarmes treten die Lebersäckchen schärfer als zwei Ausbuchtungen hervor (Fig. 50 *ls*), weiter macht sich an seiner hinteren, rechten Seite eine Aussackung bemerkbar, die zur Bildung des Krystallstielblindsackes führt (Fig. 50 *kb*). Endlich beginnt der Dünndarm sich in eine nach hinten gerichtete Schlinge auszuziehen. Neue Pigmentablagerungen treten hinter dem After auf, sich weit an der Dorsalseite hin nach vorn und oben ausdehnend.

Fig. 51 zeigt uns im Wesentlichen noch das gleiche Verhalten, eine neue Pigmentansammlung ist hinter dem Munde in unmittelbarer Nähe des postoralen Wimperbüschels aufgetreten. Aufmerksam machen will ich ferner auf die zunehmende Verdickung der Körperwand an der Ventralseite, über welche uns erst das folgende Stadium von Fig. 52 völlige Klarheit verschafft. Alle bis jetzt erwähnten Organe zeigen uns nichts Neues, abgesehen von einer stetigen Größenzunahme und schärferen Differenzirung. Ventralwärts bemerken wir dagegen nun von vorn nach hinten fortschreitend drei Verdickungen. Die erste derselben, nach innen von der Ausmündungsstelle der Urniere gelegen, stellt uns das Pedalganglion (*pg*) dar, die zweite, noch vor dem Enddarme gelegene, das Visceralganglion (*vg*), und die dritte endlich, welche sich von den beiden ersten dadurch unterscheidet, dass sie hinter dem Enddarme, also auf der Dorsalseite liegt, die Anlage von Herz, Nieren und Genitalorganen (*hn*). Die letztere ist zwar bereits auf dem Stadium von Fig. 49 vorhanden, tritt aber erst jetzt nach ihrer Loslösung vom Ektoderm schärfer hervor.

Der Fortschritt des Stadiums von Fig. 53 prägt sich darin aus, dass die beiden Ganglienanlagen sich schärfer abgehoben haben, dass ferner die Herz-Nierenanlage eine Sonderung in zwei Bestandtheile erfahren hat, in ein nach vorn hin gelegenes rundes Knötchen zu beiden Seiten des Darmes, die Niere (*n*), und einen nach hinten gelegenen, noch undifferenzirten Zellenhaufen, der Herz, Perikard und Genitalorgane enthält (*hp*). Auf Fig. 54 endlich ist auch die Differenzirung von Herz und Perikard vollzogen; als ein doppelter, hinter dem Nierenschlauche (*n*) gelegener Ring (*hp*) umgiebt die Anlage den Enddarm.

Weitere wichtige Veränderungen haben sich inzwischen an der Ventralseite vollzogen. Pedal- und Visceralganglion sind völlig losgelöst, die Otolithenblase (*ot*), aus einer Ektodermeinstülpung hervorgegangen, liegt seitlich dem Pedalganglion an. Unterhalb des Pedalganglions schiebt sich eine Einstülpung zwischen die beiden Hälften derselben ein, die Fußdrüse (*fd*), während vor den Pedalganglien eine neue Ektodermwucherung (*mf*) auftritt, die Anlage des Mesenchym-Muskelgewebes innerhalb des Fußes.

Die Entstehung des Fußes ist das wichtigste Ereignis, welches sich an der Umformung der äußeren Gestalt auf diesen und den folgenden Stadien vollzieht. Diese Ausbildung des Fußes beruht im Wesentlichen darauf, dass die mittlere Partie der Ventralseite ringsum von tiefen Furchen gegen den übrigen Körper abgegrenzt wird. Zunächst sind es die beiden Seitenfalten, welche sich beiderseits dicht unterhalb der Schale immer tiefer einsenken und so zugleich die Bildung des Mantels veranlassen. Sie treten bereits auf sehr jungen Stadien hervor, Fig. 47 auf Taf. IV etwa zeigt sie in allererster Andeutung, deutlicher erscheinen sie auf Querschnitten (Figg. 111, 112 auf Taf. IX *sm*). Auf dem Stadium von Fig. 54 tritt nun zu diesen beiden Seitenfalten noch eine hintere Falte (*hff*), an deren innersten Winkel zugleich eine neue Pigmentanhäufung auftritt. Diese Falte vertieft sich bald bedeutend und bringt dadurch aufs schärfste die keilförmige Gestalt des Fußes zum Ausdruck. Endlich tritt auch noch eine vordere Fußfalte auf (Fig. 56 *vff*), und hiermit ist die typische Gestalt des Fußes erreicht, bestehend aus einem massiveren, hinteren Theile und einer frei beweglichen, kontraktilen Spitze, welche nun auch selbständiges Längenwachsthum aufweist.

Fig. 55 zeigt uns nochmals das Stadium von Fig. 54 von vorn gesehen, wir erkennen hier namentlich die charakteristische Form des Velums und seinen Übergang in den die Mundöffnung tragenden lappenförmigen Vorsprung des Körpers. Im Einzelnen werden wir bei der genaueren Besprechung des Velums auf diese Verhältnisse zurückzukommen haben.

Neben der völligen Ausbildung des Fußes zeigt uns Fig. 56 als besonders bemerkenswerth einmal die Loslösung des Cerebralganglions von der Scheitelplatte, weiter die Ausbildung zweier neuen Muskelsysteme, des hinteren Schließmuskels (*hs*), der unmittelbar neben das Visceralganglion zu liegen kommt, und dann des Fußretraktors (*rf*), der schräg von der äußeren Körperwand nach innen über den innersten Winkel der hinteren Fußfalte hinweg in den Fuß verläuft. Endlich treten auch die ersten Kiemenfalten zu beiden Seiten des Fußes, zwischen letzterem und dem Mantel, auf (*kf*). Das Nierenbläschen hat sich etwas in die Länge gestreckt.

Auf diesem Stadium hat die Trochophoralarve ihren Höhepunkt bereits überschritten, Spuren des Verfalls der Larvenorganisation treten bereits hervor, einmal im Verluste der Urniere, in der beginnenden Reduktion der larvalen Muskelsysteme und dem Schwunde des Velums. Die Umwandlung in die junge Muschel erfolgt sehr plötzlich, indem das Velum zusammengezogen und in Fetzen abgeworfen wird, zugleich schwinden auch die letzten Spuren des larvalen Muskelsystems (Fig. 57). Mit der Reduktion des Velums rücken dann Mundöffnung und vorderer Schließmuskel dicht an einander (Fig. 58), und diese plötzliche Zusammenziehung ist der wichtigste Faktor, der aus der typischen Gestalt der Trochophoralarve die Gestalt der Muschel hervorgehen lässt. Diese vordere Seite erleidet also die stärksten Veränderungen in Form einer sehr starken Verkürzung, die ventrale Seite bleibt im Wesentlichen so erhalten, wie ich sie bereits geschildert habe, nur dass der Fuß sich in ein langes, retraktiles Organ auszieht, und zugleich die Byssusdrüse starke Byssusfäden zum Anheften der jungen Muschel entwickelt hat. An der Hinterseite haben wieder stärkere Verschiebungen stattgefunden, bestehend in einem Auswachsen des ganzen Komplexes nach hinten und oben, wie sich dies am deutlichsten im Verhalten der Darmschlingen ausprägt. Ich erwähnte eingangs, dass der Dünndarm sich frühzeitig nach hinten in eine Schlinge auszog. Dieselbe vertiefte sich immer mehr und schob sich dorsalwärts weit nach vorn (Figg. 50—56 *da*). Diese Schlinge wird nun durch die Ausdehnung des hinteren Körpertheiles aus einander gezogen (Fig. 58), der Endschenkel folgt der Dorsalseite, der innere Schenkel dagegen bleibt in engerer Beziehung zu dem Krystallstielblindsack und verlagert sich allmählich in den Fuß, wie es sehr deutlich ausgeprägt Fig. 59 aufweist. Die übrigen Veränderungen am Darmkanale sind nur gering, die Leber schiebt sich weit nach vorn und zeigt Neigung zur Lappenbildung (Fig. 59 *ls*); vor und seitlich vom Munde treten die Mundlappen (*ml*) hervor, entstanden aus Resten der sich auflösenden Scheitelplatte; sämmtliche Ganglien haben ihre typische Lagerung erhalten. Die Cerebralganglien liegen über dem Ösophagus, die Pedalganglien haben sich in den Fuß verlagert, die Visceralganglien liegen dicht der Vorderseite des hinteren Schließmuskels auf. Der Fußretraktor (*rf*) ist sehr mächtig entwickelt, vor ihm liegt Perikard (*p*) und Herz (*h*), nach außen und quer über ihn hinwegziehend die jetzt recht komplicirt gebaute Niere (*n*). Auf der Unterseite des Perikards liegen endlich auf Fig. 59 auch die aus seiner Wandung hervorgegangenen Genitalzellen (*gz*).

Die Kiemenpapillen haben weitgehende Umwandlungen durchgemacht, sie verlängern sich zunächst sehr stark, erhalten einen dichten Cilienbesatz und werden in ihrer Gesammtheit als Kiemenblatt mit den Verschiebungen des hinteren Körpertheiles aus der ursprünglichen Querrichtung (Fig. 56) allmählich in eine schiefe Längsrichtung zum ganzen Körper gebracht (Figg. 57, 58), bis sie endlich in Fig. 59 vielfach gefaltet mit der Längsrichtung des Körpers zusammenfallen. Die Kiemen sind das einzige Organ, welches ich in seiner Ausbildung nicht ins Einzelne hinein verfolgt habe, da seine weitere Differenzirung für die Aufgaben, welche ich mir gestellt hatte, nur von untergeordneterem Interesse sind. Bei der immer noch herrschenden Unsicherheit über ihre Ausbildung im Einzelnen dürfte eine Specialuntersuchung ihrer Entwicklung von nicht geringem Erfolge begleitet sein.

Hand in Hand mit diesen Umgestaltungen hat sich auch die typische Form der Dreissensia-Schale ausgeprägt. In Fig. 57 ist im Wesentlichen noch die larvale Gestalt der Schale erhalten, ein ziemlich regelmäßig gerundetes Plättchen darstellend. Schon auf Fig. 58, also einem bereits definitiv festgehefteten Stadium, ist diese Form nicht mehr rein erhalten, gestört im Wesentlichen durch ein stärkeres Wachsthum an der Vorderseite und an der unteren Hinterseite. Noch deutlicher treten diese Veränderungen in Fig. 59 hervor, die vordere Wachsthumszone hat sich in eine längliche Spitze ausgezogen, die hintere hat eine weite, schräg nach hinten und unten gerichtete Ausbuchtung hervorgerufen. Wenn ich endlich noch hervorhebe, dass auch das Ligament (*l*) als eine fein gestreifte Masse auf der vorderen dorsalen Partie der Schale sich bemerkbar macht, so haben wir im Wesentlichen die fertige Organisation der Muschel erreicht.

Dass das Wachsthum inzwischen ganz bedeutend fortgeschritten ist, brauche ich wohl kaum besonders hervorzuheben. Das Stadium von Fig. 49 ist winzig klein, es misst in seinem größten Durchmesser 75 μ, ist also kaum größer als das frisch abgelegte Ei, es folgt sodann eine regelmäßige Größenzunahme bis zum Stadium von Fig. 56, welches bei der gleichen Vergrößerung wie Fig. 49 gezeichnet ist, es misst 187,5 μ. Die drei letzten Figuren sind bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet, Figg. 57 und 58 wieder bei der gleichen, sie messen 228 μ und 272 μ, Fig. 59 dagegen bei weit schwächerer Vergrößerung, es misst bereits 1100 μ, also etwas über 1 mm. Eine Größenangabe für eine Trochophoralarve finde ich bei Wilson von Mytilus edulis. Das größte, frei schwärmend aufgefundene Exemplar maß danach 188 μ, eine ganz außerordentliche Übereinstimmung mit der von mir gefundenen Zahl von 187,5 μ für das älteste frei schwärmende Stadium.

Ich glaubte diese kurze allgemeine Schilderung vorausschicken zu müssen, um nun im Einzelnen die theilweise recht komplicirten Vorgänge bei der Ausbildung der Organe leichter verständlich machen zu können, namentlich aber, um sichere Anhaltungspunkte zur Beurtheilung und Benennung der einzelnen Regionen der Larve zu gewinnen. Es ist das Naturgemäßeste, bei derselben auf die spätere fertige Muschel vorauszugreifen, da die wechselnde Gestalt der Larve einen steten Wechsel der Bezeichnung zur Folge hätte. Ich orientire die Larve desshalb streng nach den Organisationsverhältnissen der Muschel, also etwa nach dem Stadium von Fig. 59. Ventral nenne ich die Strecke von der Mundöffnung bis zur Afteröffnung. Dieselbe nimmt auf dem Stadium von Fig. 49 noch einen sehr kleinen Raum ein, gewinnt aber sehr bald außerordentlich an Ausdehnung, im Wesentlichen eben durch die Entfaltung des Fußes. Dorsal würde dann die Strecke heißen, die von dem Bogen oberhalb von Mund- und Afteröffnung gebildet wird. Sie zerfällt aber in einen vorderen, mittleren und hinteren Theil. Der mittlere Theil bildet die eigentliche Dorsalseite als Gegensatz zur Ventralseite; die vordere Partie bildet die Vorderseite, sie ist bei der Larve völlig von dem enormen Velum eingenommen und wird später, wie wir sahen, stark reducirt; die Hinterseite endlich ist weniger scharf ausgeprägt, sie geht unmerklich in die eigentliche Dorsalseite über.

Auf diese Weise glaube ich die naturgemäßesten Beziehungen zwischen Larve und fertig ausgebildeter Muschel gewonnen zu haben. Wenn auch auf einzelnen Stadien die Bezeichnungen etwas gezwungen klingen mögen, auf jeden Fall werden sie uns vor Irrthum und Missverständnissen bewahren, namentlich in Bezug auf die Dorsal- und Ventralseite, deren Trennungsmarken also stets durch Mund und After gegeben sind. Die Bezeichnung der seitlichen Regionen ergiebt sich von selbst, da alle Phasen der Entwicklung streng bilateral symmetrisch gebaut sind.

VI. Organbildung.

1. Velum.

Wir bginnen unsere Schilderung der einzelnen Organe mit dem Velum, als einem der charakteristischsten Bestandtheile der Larve. Das Studium der Furchung ergab uns bereits, dass dasselbe in seinen wesentlichsten Bestandtheilen aus der ersten Ektodermgeneration abzuleiten ist. Äußerlich macht es sich zuerst durch einen Kranz langer Cilien bemerkbar (Fig. 45 auf Taf. IV), die bald an Zahl beträchtlich zunehmen (Fig. 46). Erst dann tritt auch in der Struktur des Zellplasmas der Velarzellen eine Änderung auf, dieselben nehmen einen deutlichen vacuoligen Bau an (Fig. 70 auf Taf. VI). Bis jetzt lagen die Zellen der verschiedenen Organe dicht an einander, nunmehr heben sich dieselben weit von einander ab, und hiermit im Zusammenhange dehnt sich die ganze vordere Körperwand der Larve weit aus, wodurch das Velum erst seine spätere typische Gestalt erhält. Zugleich wulstet sich sein Rand über die Schale, die den Körper inzwischen immer mehr umwachsen hat, weit vor und zwar namentlich zu beiden Seiten, so dass die Zweilappigkeit des Velums hierdurch scharf ausgeprägt wird. Das Innere des Velums ist also nichts weiter als ein stark vorgebauschter Theil der Leibeshöhle, der zwischen den beiden Schalenklappen hindurch in direkter Kommunikation mit der allgemeinen Leibeshöhle steht (Fig. 74).

Inzwischen hat auch der histologische Bau des Velums weitgehende Modifikationen erlitten. In seiner vorderen Hälfte bildete sich die Scheitelplatte aus, ein Sinnesorgan, auf das wir in einem späteren Kapitel zurückkommen werden. Die übrigen Zellen haben sich scharf in zwei Regionen geschieden, einen Komplex, der, aus sehr stark abgeplatteten Zellen bestehend, das Dach des Velums bildet, und einen zweiten, der ringförmig das Velum umzieht und mit Cilien besetzt ist. Die Abplattung des oberen oder vorderen Theiles des Velums ist sehr beträchtlich (Fig. 74), sein Gesammtumfang ist von länglich ovaler Gestalt. In seiner ganzen Ausdehnung findet sich eine starke Pigmentablagerung von gelbbrauner bis schwarzbrauner Farbe, von der nur die Scheitelplatte völlig frei ist (Taf. V), wie Korschelt bereits richtig angegeben hat.

Am meisten jedoch nimmt unsere Aufmerksamkeit der eigentliche Lokomotionsapparat, eben der Wimperkranz, in Anspruch. Derselbe besteht aus zwei verschiedenen Zellreihen, die zwei mit einander völlig parallel verlaufende, geschlossene Ringe bilden (s. Taf. V). Der obere Ring (Fig. 76 *o.vz*) setzt sich aus zwei Zellreihen zusammen, bestehend aus größeren, helleren Zellen mit mächtigem Kern und Kernkörper. Von jeder dieser ganz regelmäßig angeordneten Zellreihen geht je ein Cilienbündel aus, die ihrerseits wiederum zwei durch eine kleine Lücke getrennte Cilienringe darstellen. Auf dem Querschnitt des Velarrandes (Figg. 74, 75) erscheinen sie als zwei über einander gelegene Wimperbüschel, deren Cilien an ihrer Festheftungsstelle sich etwas in das Zellplasma fortzusetzen scheinen (*o.vz*). Unter diesen beiden Zellreihen liegen nun noch einige weitere, die ebenfalls in ihrer Gesammtheit einen den beiden vorigen völlig parallel verlaufenden Ring bilden (Fig. 76 *u.vz*). Sie unterscheiden sich aber von ihnen darin, dass die einzelnen Zellen, resp. deren Kerne, von weit geringerer Größe und unregelmäßig angeordnet sind, dass ihr Plasma dunkler gefärbt erscheint, weil weniger vacuolenhaltig, und endlich, dass ihre bedeutend kürzeren Cilien einen dichten Besatz bilden (Fig. 75 *u.vz*). Zwischen dem oberen, aus längeren Cilien bestehenden, doppelten Wimperkranze und dem unteren liegt ein deutlicher, cilienfreier Zwischenraum (Figg. 74, 75).

Diese Darstellung vom Bau des Velums unterscheidet sich in einigen wesentlichen Punkten von derjenigen, welche Hatschek für Teredo gegeben hat. Es ist dies die genaueste Darstellung, welche wir bisher von diesen Verhältnissen hatten, da Horst bei Ostrea nur die beiden oberen Zellreihen mit voller Deutlichkeit beschrieben hat. In der Anordnung der den Wimperkranz zusammensetzenden Zellen stimme ich mit Hatschek ziemlich überein, nicht aber in derjenigen der Cilien. Hatschek unterscheidet nämlich einen präoralen und einen postoralen Wimperkranz, zwischen denen eine adorale Wimperzone liegt. Was den ersteren betrifft, so weicht Dreissensia hier nur in so fern von Teredo und Ostrea ab, als jede der sie zusammensetzenden Wimperreihen nicht aus einer einfachen Reihe dicker Cilien besteht, sondern aus einem aus vielen sehr zarten Cilien zusammengesetzten Wimperbande. Betreffs des adoralen und postoralen Wimperkranzes sind die Differenzen weit größer. Eine Trennung zweier solcher Systeme muss ich für Dreissensia entschieden in Abrede stellen, in nichts unterscheiden sich die untersten Cilien des unteren Wimperkranzes von den weiter nach oben gelegenen, weder durch Länge noch durch Dicke. Auch die als Basis eben dieser untersten Cilien dienende Zellreihe habe ich nie besonders ausgezeichnet gefunden, wie es beispielsweise HATSCHEK auf seiner Taf. III in Fig. 31 *B* andeutete. Aber selbst wenn dieser untere, selbständigere Ring sich abgegrenzt hätte, so würde er desshalb noch nicht postoral verlaufen. Ich betonte bereits wiederholt, dass beide Cilienkränze durchaus parallel verlaufende geschlossene Ringe bilden, dass also nicht Theile des unteren Kranzes divergirend nach hinten und ventralwärts ziehen, um sich erst hinter der Mundöffnung zu vereinigen (vgl. hierzu Figg. 49—56). Besonders deutlich zeigt dieses Verhalten die Ventralansicht von Fig. 55. Unterhalb des Velums liegt nun freilich ein Wimperbüschel (*po*), dasselbe ist jedoch völlig unabhängig von dem Velarkranze und besteht aus einem Büschel langer Cilien, ganz ähnlich dem hinter dem After gelegenen Wimperfelde (*pa*). Die von HATSCHEK als bewimpert bezeichnete Verbindungslinie beider Systeme stellt nichts Anderes dar, als den ventralwärts ziehenden Außenrand des vor dem Velum gelegenen Mundkegels. Der eigentliche Wimperkranz zieht unabhängig von demselben nach vorn, um sich vor dem Munde zu einem Ringe zu schließen.

Auch für die Gastropodenlarven wurde wiederholt das Vorkommen eines prä- und postoralen Wimperkranzes beschrieben. So findet von älteren Autoren J. P. M'MURRICH bei einigen Prosobranchiern wie Opisthobranchiern neben präoralem Wimperkranze sowohl den postoralen wie auch eine adorale Wimperzone, weniger klar ist die Darstellung HADDON's für die Nudibranchiaten, wo ebenfalls ein prä- und postoraler Wimperkranz vorhanden sein soll. Eine genauere Darstellung dieser Verhältnisse haben wir in neuester Zeit durch CONKLIN von einem Prosobranchier, Crepidula, erhalten. Der präorale Wimperkranz setzt sich hier ebenfalls aus einer Reihe stärkerer Cilien und einem darunter gelegenen Kranze kleinerer Wimpern zusammen. Dagen können selbst CONKLIN's Bilder mich nicht völlig von der Anwesenheit eines postoralen Wimperkranzes überzeugen. Die von ihm als solcher in Anspruch genommene Zellenreihe mag vielleicht in ähnlicher Weise zur Bildung eines, wenn auch schwach entwickelten Mundkegels, beitragen, wie bei Dreissensia (man vgl. seine Figg. 81 und 82 mit meiner Fig. 55). Das ventralwärts vom Munde gelegene Wimperbüschel ist dagegen ganz eben so ausgebildet wie bei Dreissensia. Die charakteristische Lappenbildung der Prosobranchierlarve kommt durch sekundäre Umbildung des Velarrandes zu Stande.

Den genannten Autoren steht übrigens eine Anzahl anderer gegenüber, die entweder einen postoralen Wimperkranz in Abrede stellen oder deren Abbildungen wenigstens keinen solchen erkennen lassen. So beschreibt FOL eine ganz ähnliche Zusammensetzung der Wimperringe von Pteropoden und Heteropoden, wie ich sie für Dreissensia gegeben habe, und auf VIGUIER's Abbildungen der Larve von Tethys fimbriata ist ebenfalls nur ein präoraler Wimperkranz zu erkennen, so dass wir diese Frage für die Veliger-Larve der Gastropoden bis jetzt noch als eine offene bezeichnen müssen.

Sehr starke Modifikationen hat das Velum bei den Süßwassermuscheln erlitten. Bei Cyclas (ZIEGLER) findet sich ventral und seitlich vom Munde ein starkes Flimmerfeld, deren Homologien nicht leicht zu ziehen sind. Da aus ihm die Mundlappen hervorgehen, so verschieben wir die nähere Besprechung vortheilhafter bis zu der Betrachtung dieser Organe (p. 82 ff.). Der Velarregion entspricht dagegen unzweifelhaft die Kopfblase, denn was stellt das Velum auch bei Dreissensia Anderes dar als eine Auftreibung des vorderen Körpertheiles. Nur bildete sich hier ein Wimperapparat als Lokomotionsorgan in sehr vollkommener Weise aus, dort bei Cyclas erlitt er eine weitgehende Reduktion, weil der Organismus seiner Dienste nicht mehr bedurfte.

Noch weit stärker reducirt ist das Velum bei den Unioniden. Nur einige wenige Zellen deuten noch die Kopfblase an, aus deren Bestandtheilen sich ein neues Larvenorgan herausbildet, die Fadendrüse (LILLIE).

Um nochmals auf das Velum von Dreissensia zurückzukommen, so bedarf der Übergang des Velarrandes in den übrigen Körper noch einiger Erläuterungen. An den Seiten sahen wir das Velum sich weit vorbuchten (Fig. 55), an der Dorsalseite ist die Vorwölbung nur gering und geht mit leicht eingebuchteter Rundung direkt in dieselbe über (Figg. 49—54, 56), an der Ventralseite dagegen liegen die Verhältnisse etwas komplicirter. Der hier gelegene Vorderrand zieht sich nämlich unterhalb der Cilienreihen in einen dreieckigen vorspringenden Lappen aus, den oben bereits erwähnten Mundkegel, in dessen Mitte die Mundöffnung gelegen ist, und der an seiner Spitze das postorale Wimperbüschel trägt (Figg. 54, 55). An seiner nach hinten gerichteten Seite weist er außerdem eine dichte Pigmentanhäufung auf (Fig. 51—54), auf welche in ihrer charakteristischen Anordnung KORSCHELT bereits aufmerksam gemacht hat.

Das Innere des Velums ist außer der Scheitelplatte noch von zahlreichen Muskelfasern durchzogen, die sich sowohl an die Scheitelplatte, wie an die Seitenränder des Velums festheften (Fig. 74 *mu*). Sie bilden die Ausläufer besonderer Retraktormuskeln des Velums, auf die wir später in einem besonderen Kapitel eingehen werden. HATSCHEK will außerdem bei Teredo im Inneren des Velums Nervenfäden beobachtet haben, die an den Seitenrändern der Scheitelplatte entspringen und sich unter starker Verästelung an der Peripherie des Scheitelfeldes verbreiten sollen. Schon HORST konnte bei Ostrea nichts von derartigen Nervenfäden auffinden, und ich muss gestehen, dass es auch mir nicht gelang, eine Spur von denselben zu entdecken. Weder geben die Zellen der Scheitelplatte selbst irgend welche Fasern ab, noch sind selbständige Ganglienzellen im Inneren des Velarraumes wahrzunehmen. Dagegen liegen typische Bindegewebszellen mit langen Fortsätzen in spärlicher Anzahl im Inneren zerstreut (Fig. 74 *mz*), sie mögen wohl leicht Nervenfasern vortäuschen.

2. Schale und Mantel.

Die Schicksale der Schalendrüse habe ich bereits im zweiten Kapitel eingehend geschildert, wir knüpfen hier an dem Zeitpunkte von Neuem an, wo die Ausstülpung sich soeben vollzogen hat. Unmittelbar nach derselben beginnt die Abscheidung des Schalenhäutchens. Dasselbe stellt ein einfaches, unpaares Plättchen dar, welches seiner Unterlage fest anliegt. Durch die Konservirung wird es in der Regel von derselben abgehoben (Fig. 77). Zwei sich ungefähr gleichzeitig abspielende Vorgänge führen sodann dieses Schalenhäutchen in seine spätere Form über. Diese beiden Vorgänge bestehen einmal in dem seitlichen Umwachsen des Körpers von Seiten der Schale, wie es uns in einem mittleren Stadium Fig. 78 darstellt, und dann in der Herausbildung der zweiklappigen Form. Dieselbe kommt dadurch zu Stande, dass das unpaare Schalenhäutchen genau in der Dorsallinie einen innigeren Zusammenhang mit dem darunter gelegenen Epithel eingeht, ja völlig mit demselben verschmilzt, während es sich zu beiden Seiten leicht von demselben abhebt. Zugleich bleibt das Epithel hier in der Mittellinie stark verdickt im Gegensatz zu den beiden Seiten, wo es sich außerordentlich abflacht. Ein mittleres Stadium dieser Vorgänge zeigt wiederum Fig. 78, während Fig. 79 uns schon ein weit in der Entwicklung vorgeschrittenes, aber für diese und die folgenden Stadien typisches Bild gewährt. Die beiden Schalenhälften sind in der Mittellinie völlig mit der verdickten Epithelleiste verschmolzen, hier ist die Stelle, in welcher die beiden Schalenhälften leicht gegen einander bewegbar sind. Die Abscheidung von Kalksubstanz scheint erst ziemlich spät zu erfolgen, es ist mir nicht möglich gewesen, den ersten Anfang derselben festzustellen, da die feine Vertheilung der Kalktheilchen eine Unterscheidung von dem Conchiolin im Mikroskop nicht zulässt. Während der Larvenperiode von blassgelblicher Farbe beginnt die Schale nach dem Festheften allmählich eine immer dunklere Färbung durch Einlagerung von Pigment anzunehmen.

Etwas anders scheint sich bei der Ausbildung der zweiklappigen Schale Cyclas zu verhalten. Nach ZIEGLER bleibt bei dieser Form das ursprüngliche Häutchen stets unpaar, die Zweiklappigkeit der Schale wird dadurch hervorgerufen — und dies behauptete schon früher RAY LANKESTER von Pisidium — dass Kalkablagerungen symmetrisch zu beiden Seiten auftreten und unter allmählicher Vergrößerung schließlich zwei harte Schalenklappen bilden. Bei Dreissensia erfolgt die Abscheidung des Kalkes dagegen ganz gleichmäßig unter dem schon vorgebildeten, zweiklappigen Conchiolin-Häutchen, und dasselbe scheint mir aus den Darstellungen HATSCHEK's für Teredo hervorzugehen.

Auf die Umwandlungen der äußeren Gestaltsverhältnisse der Schale bis zur definitiven Form brauche ich hier nicht mehr einzugehen, da dieselben schon bei der allgemeinen Charakterisirung der Larve und ihrer Metamorphose zur Genüge berücksichtigt wurden. Hervorheben will ich nur, dass die larvale Schalenform, wie ich sie von Dreissensia schilderte, sich ganz allgemein zu finden scheint. Stets machen sich erst auf älteren Stadien die Veränderungen bemerkbar, welche die so außerordentlich mannigfachen Formen der Muschelschalen bedingen. Am auffallendsten sind diese Veränderungen bei den festgewachsenen Formen mit ungleichklappiger Schale, ich erinnere nur an Ostrea, bei welcher Form diese Erscheinungen des öftern eingehend geschildert wurden.

An die Ausbildung der Schale schließen wir direkt die des Mantels an. Zu der Zeit, wo die beiden Schalenhälften der ventralen Mittellinie bei ihrer Umwachsung nahe gekommen sind, beginnt sich die Körperwand beiderseits einzufalten, wie es uns auf einem etwas vorgerückten Stadium Fig. 111 auf Taf. IX zeigt. Ich erwähnte bereits oben, dass diese seitliche Faltenbildung einen der wesentlichsten Faktoren bei der Bildung des Fußes darstellt, indem sie eine mittlere Partie wie einen Keil aus der Ventralseite herausschält. Sich immer mehr vertiefend bilden die Falten schließlich zu beiden Seiten des Fußes, zwischen demselben und der inneren Zellenlage der Mantelfalte, jederseits einen längs verlaufenden, schmalen Hohlraum aus, der an der Ventralseite des Fußes zusammenfließt, eben den Mantelraum. An seiner Wandung legen sich später die Kiemenfalten an, um dann ebenfalls frei in denselben hineinzuragen. Fig. 112 zeigt uns noch ein jüngeres Stadium dieser Verhältnisse, in Fig. 121 (auf Taf. X) können wir uns einen Begriff von der weiten Ausdehnung machen, welche der Mantelraum (*sm*) später gewinnt. Auf die Umwandlungen und Verwachsungen des Mantels zur Bildung der Siphonen gedenke ich hier nicht weiter einzugehen, als sekundäre Erscheinungen sind sie nur von untergeordneter Bedeutung.

Bei Formen, die eine reducirte Trochophora aufweisen, wie Cyclas, treten nach Ziegler Verschiebungen in dem zeitlichen und örtlichen Verhältnis der Anlage von Mantel und Schale auf. Noch ehe das Schalenhäutchen den Körper umwachsen hat, beginnt bereits an den hinteren Seitentheilen ein selbständiger Mantelwulst, der erst später von der Schale überwachsen wird, wodurch dann schließlich ein ähnliches Verhalten zu Stande kommt, wie es Dreissensia aufweist.

Bei den Unioniden sind die Verhältnisse durch die Zwischenstufe des Larvenmantels der Glochidiumlarve noch weit stärker modificirt, indem dieser sich bei Ausbildung des definitiven Mantels in den sog. »pilzförmigen Körper« verwandelt. Für unsere Betrachtung besitzen diese an sich sehr interessanten speciellen Verhältnisse keine weitere Bedeutung.

3. Fuß nebst Byssusdrüse.

Die Ausbildung des Fußes haben wir bereits im vorigen Kapitel kennen gelernt, im Wesentlichen verdankt er seine Entstehung einem

System von Falten, die als die beiden seitlichen Mantelfalten, als vordere und hintere Fußfalte zu bezeichnen sind. Zuerst treten von diesen Falten die beiden Mantelfalten auf, sodann hintere und schließlich vordere Fußfalte. Neben dieser Faltenbildung beginnt der auf diese Weise herausmodellirte Körperabschnitt jedoch auch ein selbständiges Längenwachsthum aufzuweisen, und zwar an seiner vorderen Spitze, wodurch dieser Theil des Fußes zu einem langen, sehr kontraktilen Zapfen umgebildet wird, dessen außerordentliche Beweglichkeit von KORSCHELT bereits für Dreissensia, von LACAZE-DUTHIERS für Mytilus, und von anderen Autoren für die verschiedensten Formen beschrieben wurde. An seiner vorderen Fläche bedeckt er sich mit einem feinen Cilienkleide (Figg. 83, 84 auf Taf. VII), und diese Cilien dienen unzweifelhaft dem Tastsinne, da die sehr kontraktile Spitze bald weit aus der Schale vorgestreckt, bald ganz zurückgezogen erscheint, und so mit der Fortbewegung ein Abtasten der Unterlage Hand in Hand geht. Die eigenthümliche beilförmige Gestalt des Lamellibranchiatenfußes tritt in dem hinteren Theile sehr deutlich hervor und macht sich auf den älteren Stadien in zunehmendem Maße bemerkbar (vgl. Figg. 56—59).

Weit mehr als diese äußeren Vorgänge interessiren uns jedoch diejenigen, welche sich im Inneren des Fußes abspielen. Absehen will ich zunächst von Pedalganglien und Byssusdrüse, von denen erstere in einem besonderen Kapitel zu besprechen sind, letztere am Schlusse dieses Kapitels einer näheren Betrachtung unterzogen werden mag. Betrachten wir ein älteres Stadium, wie es uns etwa Fig. 84 auf Taf. VII darstellt, so sehen wir den vorderen Theil des Fußes völlig erfüllt von einer mächtigen Zellenmasse (*mf*), welche das gesammte Mesenchym-Muskelgewebe des Fußes zu liefern hat, indem sie sich später auflöst und ein stark verästeltes und verzweigtes System von Bindegewebs- und Muskelfasern bildet. Auch frühere Beobachter haben diese Zellenmasse schon sehr wohl beachtet, dieselbe aber stets unbedenklich von den Urmesodermzellen abgeleitet. Meine Beobachtungen führten mich zu einem durchaus anderen Resultate.

Auf einem etwas jüngeren Stadium sieht man die scharfe Grenze zwischen Körperepithel und dem fraglichen Zellenhaufen an einzelnen Stellen unterbrochen (Fig. 83), der Zusammenhang beider Komplexe ist ein innigerer. Dieses Verhalten steigert sich auf jüngeren Stadien immer mehr, in Fig. 82 ist eine scharfe Grenze überhaupt nicht mehr zu ziehen, mit einem Worte — wir haben hier eine Ektodermwucherung vor uns. Sehen wir uns ein ganz junges Stadium an, wie es uns Fig. 80 vorstellt (entsprechend etwa Fig. 52 auf Taf. V), so sehen wir zunächst die medianen Theile der Pedalganglienanlage (*pg*) getroffen und weiter nach vorn einige wenige Mesenchymzellen (*mz*). Nach außen wird das Ganze begrenzt von einem einfachen, hohen Epithel. Dieses Verhalten ändert sich recht beträchtlich auf dem folgenden Stadium von Fig. 81 (entsprechend etwa einem zwischen Fig. 53 und 54 gelegenen Stadium). Zunächst ist die auf Fig. 80 erst angedeutete hintere Fußfalte (*hff*) nunmehr beträchtlich vertieft, die Byssusdrüse (*fd*) als deutliche Einsenkung bereits wohl erkennbar, das Pedalganglion fast völlig von seinem Mutterboden losgelöst. Vor demselben bemerkt man deutlich an Stelle des bisher einfachen Epithels eine lebhafte Zellwucherung (*mf*), die sich in der Richtung nach innen und vorn verschiebt. Diese Wucherung erreicht ihren Höhepunkt auf dem Stadium von Fig. 82, einige ähnliche Stadien geben noch die Figg. 85 und 86, die ich nur in dem betreffenden Abschnitte dargestellt habe. Allmählich lässt diese Wucherung an Intensität nach (Fig. 83), welches Stadium zwischen den Figg. 55 und 56 liegt, und hört endlich völlig auf (Fig. 84), worauf dann die Auflösung und Differenzirung dieses neu entstandenen einheitlichen Zellkomplexes eintritt.

Ohne hier bereits auf die theoretische Bedeutung dieser Erscheinungen, die wir in einem späteren Kapitel im Zusammenhange erörtern werden, einzugehen, will ich kurz die Angaben anderer Autoren mit meiner Darstellung vergleichen. Am bedeutungsvollsten ist die Schilderung HATSCHEK's von der Fußentwicklung von Teredo. Die Herausbildung der kielförmigen Bauchregion wird richtig beschrieben, eben so die hintere Fußfalte als Knickung wohl beobachtet. Von größerem Interesse ist seine Darstellung der inneren Verhältnisse. Deutlich beobachtete HATSCHEK die enorme Massenzunahme des »Mesoderms« im vorderen Theile des Fußes. Die durch seine Figg. 25 bis 27 auf Taf. III dargestellte Serie veranschaulicht sehr klar das allmähliche Anwachsen dieser Anlage, und würde die scharfe Trennungslinie zwischen beiden Schichten fehlen, so könnte man sich keine bessere Serie für meine Auffassung wünschen. Der hintere Abschnitt des Fußes wird ebenfalls von Mesodermzellen eingenommen, die sich nach hinten in die Mesodermstreifen fortsetzen sollen. Gewiss liegen in dieser Region zerstreute Zellen des ursprünglichen larvalen Mesenchyms, aber die Hauptmasse von HATSCHEK's »Mesodermstreifen« besteht sicherlich aus dem Visceralganglion, dessen Lage genau mit seinen »Urmesodermzellen« zusammenfällt, man vergleiche nur die

Lage der völlig richtig gezeichneten hinteren Fußfalte zu denselben. Die Fußdrüse entzog sich seiner Beobachtung.

Im Übrigen findet meine Beobachtung in der bisherigen Litteratur nur eine geringe Stütze. Mit einiger Zurückhaltung äußert RAY LANKESTER von Pisidium, dass die Primitivelemente des Fußes wahrscheinlich von großen, dem Ektoderm entstammenden Zellen sich ableiten. Einen sicheren Beweis hierfür kann er nicht erbringen, zumal Verwechslungen mit Ganglienanlagen in seiner Darstellung nicht ausgeschlossen sind. Eben so unsicher ist die Angabe v. IHERING's über Cyclas, wonach hier im Fuße zunächst ein Gegensatz zwischen Ektoderm und Mesoderm überhaupt nicht besteht, sondern erst allmählich aus einer gemeinsamen Zellenmasse oberflächliches Epithel und inneres Mesenchym sich scheidet. Hier anzuführen wären sodann die Beobachtungen P. SARASIN's an Bythinia, wenn auch nach diesen die Diagnosticirung einer bestimmten Wucherungszone nicht möglich ist, und endlich will ich noch bemerken, dass ich auch bei Limax maximus eine Betheiligung von Körperepithelzellen an der Bildung des Mesenchymgewebes des Fußes anzunehmen geneigt bin, ihr zerstreutes und vereinzeltes Auftreten lässt jedoch den Process selbst nur schwer mit voller Sicherheit zur Darstellung bringen.

Einen Unterschied in der Ausbildung des Fußes der Süßwassermuscheln gegenüber Dreissensia möchte ich noch hervorheben. Bei Cyclas (ZIEGLER) wie bei den Unioniden (F. SCHMIDT) bildet sich nämlich der Fuß wie bei den Gastropoden direkt durch eine stumpfe, aktiv wachsende Vorwölbung, die Mantelfalten haben mit seiner Bildung nichts zu thun, während bei Dreissensia das selbständige Wachsthum der bereits differenzirten Ventralseite erst später eintritt, nachdem der Fuß als solcher schon sehr wohl markirt erscheint.

Ehe wir den Fuß verlassen, müssen wir noch ein bereits mehrfach erwähntes Organ desselben näher betrachten, nämlich die Byssusdrüse. Dieselbe entsteht als eine einfache, grubenförmige Einsenkung des Ektoderms, die genau in die Mittellinie des Fußes zu liegen kommt und sich zwischen die beiden Hälften des Pedalganglions einschiebt (Figg. 81, 82, 83 auf Taf. VII, Figg. 114, 115 auf Taf. IX, *fd*). Das Lumen der Einsenkung ist sehr eng, später legen sich die Wände dicht an einander (Fig. 84 *fd*), das ganze Gebilde schiebt sich weit nach innen und hinten und bildet so einen umfangreichen Schlauch. Seine Aufgabe besteht darin, beim Festheften der Larve zahlreiche Byssusfäden abzuscheiden, mit deren Hilfe die junge Muschel an ihrer Unterlage festhaftet.

Bei vielen Formen wird die Byssusdrüse wohl noch angelegt, aber ohne völlig ausgebildet zu werden, bald wieder rückgebildet. So bei Yoldia nach DREW oder bei Xylotrya nach SIGERFOOS, bei letzterer funktionirt sie sogar noch einige Zeit. Bei Cyclas ist die Anlage der Byssusdrüse nach allen Autoren (STEPANOFF, ZIEGLER) eine paarige. Beide Ektodermeinsenkungen werden jedoch später gemeinsam in die Tiefe versenkt, und so kommt ein einheitliches Gebilde zu Stande, dessen beide Zipfel allein noch seine paarige Anlage erkennen lassen. Später wird sie ebenfalls rückgebildet. Ein ganz ähnliches Verhalten weisen nach F. SCHMIDT und SCHIERHOLZ die Unioniden auf, nur ist die Reduktion noch ausgeprägter.

4. Urniere.

Ein bis jetzt recht unvollkommen bekanntes Organ der Muscheltrochophora ist die Urniere. Bei der typischen Trochophora hat sie nur HATSCHEK beobachtet; er fand nämlich bei Teredo im vorderen Theile der Larve zu beiden Seiten einen länglichen Körper, der ein feines Lumen aufwies und später eine Flimmerung zeigte. Während er die äußere Öffnung sehr wohl beobachten konnte, gelang es ihm nicht, über das innere Ende volle Klarheit zu erlangen, es schien sich ihm mit einem Trichter in die Leibeshöhle zu öffnen.

Wir beginnen unsere Betrachtung am besten mit der Beschreibung des ausgebildeten Organs, um hieran die Entwicklungsgeschichte anzuschließen. Zur Zeit ihrer höchsten Ausbildung, die sich etwa über die Stadien der Figg. 50—54 auf Taf. V erstreckt, besteht die Urniere typisch aus zwei oder höchstens drei Zellen. Das eigentliche Exkretionsrohr wird von einer einzigen Zelle gebildet (Figg. 92, 93), das Plasma derselben stellt ein dickwandiges Rohr dar, welches ein enges Lumen (Fig. 92 *lu*) besitzt, einen deutlichen Kern (Fig. 92 *ex*) und zahlreiche durch die Osmiumsäure geschwärzte Konkretionen aufweist. Das Innere des Lumens wird von einer im Querschnitte sehr deutlichen Cuticula begrenzt (Fig. 97 *cu*). Abgeschlossen wird dieses Rohr nach innen durch eine Flimmerzelle, indem das Anfangs dickwandige Rohr sich allmählich verjüngt und endlich in eine sehr zarte Membran übergeht (Figg. 92, 93, 96 *mb*), die ihrerseits an ihrem Ende eine Flimmerzelle trägt. Diese letztere ist meist von kegelförmiger, zugespitzter Form (Fig. 92, 93, 96 *tz*), zuweilen aber fächerförmig verbreitert (Fig. 95 *tz*). Sie besitzt einen deutlichen Kern, zuweilen noch eine kleine Endvacuole (Fig. 95 *ev*), die aber meist fehlt, und endlich an ihrer dem Rohre zugekehrten Seite eine starke Wimperflamme

(Figg. 92, 93, 95, 96 *wf*). Die einzelnen Cilien derselben sind sehr lang, sie reichen weit in das eigentliche Exkretionsrohr hinein und sind an der Wimperzelle durch feine, verdickte Knötchen befestigt (Fig. 96). Diese beiden Zellelemente, Exkretions- und Wimperzelle, bilden die stetigen Bestandtheile der Urniere, dazu mag vielleicht noch eine dritte Zelle kommen, welche das Exkretionsrohr nach außen mit dem Ektoderm verbindet und seine Befestigung unterstützt. Als gesonderten Bestandtheil der Urniere habe ich sie jedoch nie scharf unterscheiden können, da sie ja völlig zwischen den Ektodermzellen liegen muss, und besondere Merkmale zu einer Unterscheidung nicht vorhanden sind. Was mich zur Annahme ihrer Existenz veranlasst, sind weit mehr Gründe entwicklungsgeschichtlicher Natur als rein morphologische.

Dieser Bau der Urniere ist als der durchaus typische und reguläre anzusehen. Daneben ist mir freilich in einem Falle ein Bild untergelaufen, welches von demselben in recht auffallender Weise abweicht. Ich meine das Bild von Fig. 94 auf Taf. VIII. An Stelle der einen abschließenden Wimperzelle treffen wir hier deren zwei. Beide sind in einen rechten Winkel zu einander gestellt und senden gleichmäßig eine starke Wimperflamme in das gemeinschaftliche Rohr, welches in allem Übrigen den bisher beschriebenen Bau aufweist. Wie weit dieses Verhalten auf Häufigkeit des Auftretens Anspruch machen darf, vermag ich nicht zu sagen, Thatsache ist jedenfalls, dass ich es nur ein einziges Mal auf meinen Schnittserien antraf, und eben so sicher ist, dass auf vielen Serien das Fehlen der zweiten Wimperzelle mit voller Klarheit festzustellen ist.

Was die Lage dieses Organs betrifft, so findet es sich regelmäßig zu beiden Seiten der Larve, dem abgeflachten Körperepithel der Larve dicht anliegend. Der Frontalschnitt von Fig. 98 auf Taf. VIII, welcher genau den Längsverlauf der Urniere getroffen hat, zeigt uns dies aufs deutlichste (*un*). Topographisch zieht die Urniere im Übrigen von der mittleren Ventralseite des Körpers, in dessen Nähe ihre Ausmündungsöffnung liegt, schräg nach vorn und oben, um hier etwas oberhalb des Ösophagus mit der Wimperzelle zu enden (vgl. Figg. 50—54). Betreffs der Ausmündungsstelle will ich noch bemerken, dass dieselbe einen äußerst feinen Porus darstellt, der nur schwer zu beobachten ist und zu beiden Seiten der Pedalganglienanlage nach außen von denselben zu suchen ist, von hier sich in den Mantelraum öffnend.

Außer bei Teredo wurde eine Urniere bei den Muscheln auch noch bei Cyclas gefunden, zunächst durch ZIEGLER. Die zwei Hauptbestandtheile sind ein feiner, flimmernder Kanal, der ins Innere führt, und ein sich daran ansetzender massiger Theil, der einen sehr großen Kern und zahlreiche Körnchen enthält. Durch einen sehr feinen Porus mündet dieser Theil nach außen. Diese Angaben lassen sich völlig mit meinen Befunden vereinbaren, zumal auch die Lage der Urniere bei Cyclas ungefähr mit derjenigen zusammenfällt, welche das Organ bei Dreissensia einnimmt (man vergleiche ZIEGLER's Fig. 16 mit meinen Bildern). Nur ist die Exkretzelle bedeutend angeschwollen. Etwas schwieriger ist die Deutung des Endapparates. Der flimmernde Kanal soll in einen kanalartigen Raum übergehen, der keine Flimmerung trägt und an seinem inneren Ende einen deutlichen Kern aufweist. Dieser Kern kann nur einer Endzelle angehören, welche die Flimmern trägt. Unklar bleiben mir nur die seitlich liegenden Klümpchen tingirbarer Substanz, die vielleicht Exkretprodukte darstellen. Ob sich die Urniere nach innen öffnet, weiß ZIEGLER nicht, entscheidet sich aber eher für das Gegentheil.

Auf diese Weise würde sich also Cyclas sehr wohl dem Typus der Urniere von Dreissensia anschließen lassen. Nun besitzen wir aber noch eine neuere Untersuchung über diesen Gegenstand, von STAUFFACHER, und hierdurch wird die Sachlage ungleich erschwert. Die Urniere von Cyclas ist hiernach ein sehr komplicirtes Gebilde, öffnet sich in das primäre Schizocöl und ist unpaar (nur auf der linken Seite). Alle Punkte widersprechen also dem Bau der Urniere, wie er für die Trochophoralarve Gültigkeit hat, und wie ich ihn in ähnlicher Weise für die Pulmonaten dargestellt habe. Auf Einzelheiten einzugehen, wäre zwecklos, da irgend welche tiefergehende Vergleiche unmöglich zu ziehen sind, und Bedenken gegen STAUFFACHER's Darstellung ohne eigene Kenntnis des betreffenden Objektes nicht erhoben werden können.

Ohne auf die gesammte Litteratur betreffs der bei den Mollusken als Urniere beschriebenen Gebilde nochmals einzugehen, wie ich es in einigen früheren Publikationen bereits gethan habe, will ich hier nur hervorheben, dass wir in der Urniere der Muscheltrochophora ein Gebilde vor uns haben, wie ich es als Grundtypus und Ausgangspunkt der Urniere der Pulmonaten dargestellt habe, ein einfaches Rohr mit einer Wimperzelle an der Spitze, aus dem sich dann einerseits die Urniere der Süßwasserpulmonaten, andererseits die der Landpulmonaten durch noch unbekannte Zwischenstadien ausgebildet hat. Ich verweise betreffs dieses Punktes auf meine diesbezüglichen früheren Erörterungen (Litteraturverzeichnis Nr. 67). Einen kleinen Nachtrag zur Litteratur will ich hier noch einfügen. In einer neueren Abhandlung von VIGUIER über Thetys fimbriata wird ein zartes Organ mit feinem Kanal beschrieben und abgebildet, welches seiner Lage nach wohl einer Urniere entsprechen könnte, so dass also dann auch die Opisthobranchier dieses Organ aufweisen würden. Um übrigens nochmals auf das von MAZZARELLI als Niere beschriebene Gebilde der Opisthobranchier zurückzukommen, will ich bemerken, dass auch HEYMONS nach einer persönlichen Mittheilung nicht durchaus auf seiner Deutung des Gebildes als Urniere bestehen will. Es waren Gründe rein theoretischer Natur, die ihm zu dieser Deutung Veranlassung gaben, nämlich die Unwahrscheinlichkeit einer ektodermalen Herkunft der definitiven Niere. Die Differenzen betreffs der Deutung dieses Gebildes dürften somit zu Gunsten der Beobachtungen MAZZARELLI's beigelegt sein.

Wir kommen endlich zur Entwicklungsgeschichte der Urniere, ein Punkt, dessen Aufklärung sich recht bedeutende Schwierigkeiten in den Weg stellten. Denn es ist klar, dass ein so zartes Organ, welches in wohldifferenzirtem Zustande nur aus zwei Zellen besteht und hier oft noch recht schwer zu finden ist, in einem weniger oder gar völlig undifferenzirten Zustande kaum der Beobachtung zugänglich ist. Das jüngste mit aller Sicherheit von mir beobachtete Stadium ist das auf Fig. 87 abgebildete. Wir sehen hier in engem Zusammenhange mit dem Ektoderm drei Zellen mit ihren Kernen in das Innere des Körpers vorragen, einen cylindrischen Strang bildend. Beachtenswerth ist vor Allem, dass der eine Kern völlig terminal liegt (*tz*), und dass unmittelbar unter ihm ein enges Lumen (*lu*) in dem Strang auftritt. Eine direkte Weiterbildung dieser Anlage giebt uns Fig. 88. Der Strang hat sich weiter in die Länge gestreckt, das Lumen (*lu*) ist bedeutend erweitert, der terminale Kern (*tz*) noch weiter von den übrigen nach innen verschoben. Noch weit ausgeprägter ist dies auf dem Stadium von Fig. 89. Der terminale Kern steht jetzt bereits nur noch durch ein engeres Plasmarohr mit den übrigen Theilen in Verbindung, die ihrerseits stark verbreitert erscheinen. In diesem Sinne geht die Entwicklung nun stetig weiter, in Fig. 90 hat sich das Rohr noch weiter ausgezogen, wobei zugleich die bisher unregelmäßig vertheilten Hohlräume (*lu*) immer mehr die Form eines das Ganze durchziehenden engen Kanals annehmen. Wir haben schon längst erkannt, dass der untere verbreiterte Theil nichts Anderes darstellt, als das spätere Exkretionsrohr, der sich in die Länge streckende mittlere Theil die sich verjüngende Membran und die terminale Zelle die Wimperzelle, welche die ersten Anzeichen ihrer späteren Bedeutung in Fig. 91 aufweist, wo die Ansatzstelle der Cilien sich als ein scharfer, dunkler Strich markirt, und selbst einige Cilien bereits bemerkbar sind. Der Übergang von Fig. 91 in den völlig ausgebildeten Zustand, wie ihn etwa Fig. 92 zeigt, vollzieht sich durch einfache Längsstreckung und Verschmälerung des ganzen Gebildes.

Auf die Zahl der Kerne bei den jüngeren Stadien muss ich nochmals kurz zurückkommen. Auf den Stadien von Figg. 87 und 88 sehen wir deutlich drei Kerne in der ganzen Anlage vorhanden, von denen der terminale der Wimperzelle entspricht und der mittlere der eigentlichen Exkretionszelle angehört (*ex*). Zweifelhafter ist das Schicksal des dritten Kernes. Er liegt in unmittelbarer Nähe des Ektoderms und ist später von den übrigen Kernen des Körperepithels nicht mehr zu unterscheiden (Figg. 89—91). Die Annahme einer dritten der Urniere zugehörigen Zelle stützt sich mithin nur auf die jüngsten Entwicklungsstadien.

Nach diesem Verlaufe der Entwicklung müssen wir in der Urniere durchaus ein Organ sehen, welches sich direkt aus der den jungen Organismus umkleidenden Zellenlage ableitet, d. h. dem Ektoderm. Nicht nur spricht dafür, dass stets, auch auf den jüngsten Stadien, ein inniger Zusammenhang der betreffenden Anlage mit demselben konstatirt werden konnte, auch die Fortentwicklung deutet aufs ungezwungenste eine derartige Entwicklung an. Es ist keine reguläre Einstülpung vorhanden, wohl aber ein stetiges Wachsthum von der Peripherie, dem Ort der Entstehung, nach innen gegen das Centrum hin, ein Process, der sich aufs engste an eine wirkliche Einstülpung anschließt und mit Leichtigkeit auf eine solche zurückzuführen ist. Auf noch jüngeren Stadien, als dem in Fig. 87 dargestellten, ist die Deutung austretender Urnierenzellen eine so gewagte, dass ihre Wiedergabe keine größere Beweiskraft in sich böte. Sicher ist aber, dass ich nie einen Zellenkomplex beobachten konnte, der sich etwa auf die Urnierenanlage beziehen ließe und der nicht in engem Zusammenhang mit dem Ektoderm gestanden hätte. Die Mesodermzellen sind auf diesen jüngsten Stadien so wenig zahlreich und zum großen Theile in die Bildung von Muskeln übergegangen, so dass ihre Kontrolle nur geringe Schwierigkeiten bietet.

Bei den übrigen Autoren finden wir meist eine direkte Ableitung der Urniere aus Mesodermzellen, so bei Hatschek von

Teredo, oder aber eine theils mesodermale, theils ektodermale, so bei STAUFFACHER von Cyclas. Ähnliche Gegensätze finden sich auch in den Angaben der Entstehung der Pulmonaten-Urniere, die ohne erneute Untersuchungen nicht gelöst werden können. Auch in NEKRASSOV's kurzer Mittheilung vermag ich keine Förderung dieser Frage zu finden, da sich darin nicht erkennen lässt, wie weitgehend die eigenen Studien des Verfassers betreffs dieser Verhältnisse sind. Hervorheben möchte ich aber die Übereinstimmung in der Entwicklung der Urniere der beiden von mir genau untersuchten Formen, von Limax maximus und Dreissensia polymorpha, welche beide eine wohl differenzirte, rein ektodermale Anlage aufweisen. Leider vermochte ich dieser Frage bei den Süßwasserpulmonaten nicht die gleiche Aufmerksamkeit zuzuwenden, so dass wir für diese zur völligen Klärung erneute Untersuchungen abwarten müssen.

5. Muskelsystem.

Innerhalb des Muskelsystems haben wir streng zu scheiden ein larvales von dem definitiven der ausgebildeten Muschel. In ihrer zeitlichen Anlage sind beide nicht durchaus streng geschieden, sie funktioniren sogar theilweise gleichzeitig neben einander. Ich bezeichne desshalb als rein larvale Muskeln nur solche, die allein während der Larvenperiode thätig sind und mit der Umwandlung der Larve in die Muschel ihre Thätigkeit einbüßen, mithin resorbirt werden.

a. Larvales Muskelsystem.

Das larvale Muskelsystem besteht typisch aus drei Zügen jederseits, die ich als dorsalen, medialen und ventralen Retraktormuskel unterscheiden will. Ihre Anordnung ist die folgende (vgl. hierzu die Figg. 49—54 auf Taf. V). Die Ursprungsstelle sämmtlicher drei Muskelbündel liegt an der hinteren Dorsalseite, rechts und links an das Schalenhäutchen sich festheftend. In ihrem Verlaufe nach vorn divergiren sie stark, und so kommt es, dass ihre Insertionsstellen weit aus einander liegen, ganz im Gegensatze zum Ursprunge. Der dorsale Retraktormuskel (*dr*) verläuft jederseits längs der Dorsallinie des Körpers und sendet seine Faserbündel, die oft in mehrere selbständige Bündel zerfallen, an die obere und hintere Velarregion. Neben den Hauptmuskelbündeln ist namentlich ein fast stets vorhandener kleiner, ganz dorsal gelegener Zweig zu beobachten, der dicht unter dem vorderen Schließmuskel gleichfalls in das Velum zieht.

Innerhalb des Velums zerspleißen sich die einzelnen Muskelfasern in feine Fibrillen, die sich an der Wand des Velums befestigen (Fig. 55). Der mediale Retraktormuskel (*mr*) entspringt dicht neben dem dorsalen, er zieht direkt nach vorn, die Schale ziemlich genau in eine obere und untere Hälfte theilend, und inserirt in der vorderen und unteren Velarregion. Auch er spaltet sich oft in mehrere Muskelbündel, von denen ein hinteres namentlich die Scheitelplatte umzieht und sich in ihrer Umgebung festheftet, während die übrigen in derselben Weise sich im vorderen Theile des Velums verästeln. Während diese beide Muskelsysteme eine etwa gleich starke Entwicklung zeigen, ist der dritte hierher gehörige Muskel, der ventrale Retraktormuskel (*vr*), bedeutend schmächtiger von Ansehen. Seine Ursprungsstelle liegt wiederum derjenigen der beiden ersten sehr genähert, sodann aber zieht er in schräger, stark geneigter Richtung nach unten und vorn, um sich vor dem Enddarme jederseits an den Mantelfalten festzuheften. Er besteht in der Regel nur aus einem einzigen Faserzuge.

Die Funktion dieser Muskelsysteme ergiebt sich unmittelbar aus ihren Insertionsstellen. Wie ich durch den Namen schon andeutete, dienen sie alle dazu, die einzelnen Körpertheile der Larve in die schützende Schale zurückzuziehen, und zwar übernehmen diese Thätigkeit dorsaler und medialer Retraktormuskel für das Velum, der ventrale dagegen für die um den After gelegenen Partien, die einen Wimperbüschel tragen und oft weit über die Schale hinaus vorgestreckt werden können. Dieses mächtig entwickelte Muskelsystem erklärt zur Genüge die außerordentliche Kontraktilität der Larve. Beim Einziehen des Velums werden stets zuerst die vorderen Partien des Velums eingezogen, die medianen Theile mit der Scheitelplatte voran, die seitlichen mit dem eigentlichen Wimperapparate in einer Art von Umrollung nachfolgend (vgl. Fig. 98). Ein Erschlaffen der Muskeln verursacht oder ermöglicht wenigstens mit dem Öffnen der Schale ein erneutes Vortreiben des Velums, welches wohl im Wesentlichen durch einfaches Einströmen der Leibesflüssigkeit hervorgerufen wird.

Betreffs der Entwicklungsgeschichte dieser Muskeln kann ich mich kurz fassen, sie entstehen aus den Elementen des zweiten Somatoblasten und der übrigen Mesenchymgebilde. Auf recht jungen Stadien sieht man die betreffenden Zellen bereits ihre charakteristische Lagerung annehmen, entsprechend den drei Muskelsystemen (Fig. 49), dieselben wachsen mit der Larve selbst schnell heran (Fig. 50) und gehen endlich in ihre definitive Gestalt über (Figg. 51—54).

Wenn die freischwärmende Larve sich dem Zeitpunkte des Festheftens nähert, beginnen die Retraktormuskeln sich zurückzubilden. Zuerst verschwindet der stets schwächere, ventrale Retraktormuskel (Fig. 56), sodann nehmen auch die beiden übrigen schnell an Umfang ab, auf Fig. 57, einem Stadium, welches sich gerade festgeheftet hat und im Begriff steht, das Velum abzuwerfen, ist keine Spur mehr von ihnen vorhanden.

Von diesen so eben beschriebenen Retraktoren wurden bis jetzt stets nur die beiden stärkeren beobachtet, so von LOVÉN, der sie Levatores veli nannte, so von KORSCHELT bei Dreissensia, weiter von HORST bei Ostrea, der aber deutlich in seiner Fig. 16 den dritten Muskel angiebt, und endlich von HATSCHEK bei Teredo. Auf einige Punkte der letzteren Darstellung muss ich etwas näher eingehen. HATSCHEK giebt von den beiden Retraktormuskeln an, dass sie je in zwei Partien zerfallen, von denen die eine die Retraktion des Velums besorgt, die zweite aber das Schließen der Schale. Ich muss dagegen bemerken, dass mir nie eine Inserirung der Muskelfasern an den Seitenrändern der Schale zu Gesichte gekommen ist, dass vielmehr sämmtliche Fasern bis hinauf in das Velum zogen, wie ja auch meine sämmtlichen Figuren darlegen. Der Verschluss der Schale erfolgt stets durch den vorderen Schließmuskel, von dessen früher Anlage freilich HATSCHEK nichts erwähnt. Auf seinen Figuren (Taf. II, Figg. 21, 22, 24) ist dagegen diese Muskelanlage sehr wohl zu erkennen. Übrigens erwähnt HATSCHEK an einer Stelle einige kurze, transversale Muskelfasern, »die vom Hinterende der Mesodermstreifen in die Gegend des Schlossrandes ziehen«, sie entsprechen ohne Zweifel den von mir als ventral bezeichneten Retraktormuskeln.

Bei den Unioniden ist das larvale Muskelsystem in Folge der durchaus abweichenden Glochidiumlarve ein völlig anderes. Ob die Myocytenstränge LILLIE's (Strangzellen der Autoren) mit den Retraktormuskeln der Trochophoralarve verglichen werden können, ist schwer zu entscheiden, sicher ist dagegen eine Neubildung der Glochidiumlarve der larvale Adductormuskel. Über sein Verhältnis zur Trochophoralarve haben wir oben bereits eingehend gehandelt.

b. Definitives Muskelsystem.

In das so eben beschriebene larvale Muskelsystem schiebt sich nun zeitlich wie örtlich ein zweites ein, welches der Organisation der erwachsenen Muschel entspricht. Auch hier haben wir drei Systeme zu unterscheiden, vorderen Schließmuskel, hinteren Schließmuskel und Retraktor des Fußes. So weit sich ihr Ursprung schärfer verfolgen lässt, leiten sie sich von zerstreuten Mesenchymzellen ab, die sich an der betreffenden Stelle strangförmig anordnen, fibrillären Bau annehmen und schließlich ein Muskelbündel bilden.

Der vordere Schließmuskel legt sich zeitlich zuerst an. Seine Anlage fällt zusammen mit derjenigen der drei larvalen Muskeln. Bereits auf Fig. 49 sehen wir ihn in etwas vorgeschrittener Entwicklung an seiner späteren Stelle, etwas hinter dem Dorsalrande des Velums gelegen (*vs*). Später kommt er in der oben bereits geschilderten Weise in die Nähe des Mundes zu liegen, wobei er häufig in mehrere Bündel zerfällt (Fig. 58 *vs*). Eine Anschauung von seinem Faserverlaufe giebt der Frontalschnitt von Fig. 101. Seine Funktion besteht natürlich im Öffnen und Schließen der beiden Schalenklappen.

Die frühe Anlage des vorderen Schließmuskels wird für die meisten bisher beschriebenen Formen angegeben, selbst für die, bei welchen er später wieder völlig zu Gunsten des hinteren unterdrückt wird. Vor dem hinteren Schließmuskel findet die Anlage des vorderen statt bei verschiedenen Muscheln nach Lovén, bei Ostrea nach Jackson und Horst, bei Dreissensia nach Korschelt, bei Yoldia und Nucula nach Drew. Eine Ausnahme scheint Cyclas nach Ziegler zu machen, wo umgekehrt der hintere Schließmuskel sich vor dem vorderen anlegt. Die Unioniden verhalten sich nach F. Schmidt und Braun ähnlich, hier liegt an der Stelle des vorderen Schließmuskels zunächst noch der larvale Adductormuskel, und erst nach dessen Zerfall kann sich an derselben Stelle der vordere Schließmuskel neu bilden.

Ganz dieselbe Funktion wie der vordere Schließmuskel erfüllt auch der hintere, doch tritt er, wie schon erwähnt, erst viel später auf, und zwar etwa zwischen dem Stadium von Fig. 54 und 56. Auch er (*hs*) stellt einen einfachen Strang von Muskelfasern dar, die quer von einer Schalenklappe zur anderen ziehen, wie es etwa Fig. 99 auf Taf. VIII darstellt. Er liegt hinter dem Visceralganglion (Fig. 56), vor und über dem Enddarme (Fig. 99), und kann später ebenfalls in mehrere, etwas selbständigere Bündel zerfallen (Fig. 59).

Es bleibt uns endlich noch der Retraktormuskel des Fußes zu betrachten übrig. Derselbe entsteht zuletzt von allen Systemen und zwar dadurch, dass sich Muskelzellen an die hintere Schalenseite jederseits festheften und von hier konvergirend den Enddarm umfassend nach der Basis des Fußes hinziehen (Fig. 100 *rf*). Diese Fig. 100 entspricht etwa einem Stadium, wie es Fig. 56 darstellt, wo wir die Muskelfasern (*rf*) in der in Fig. 100 längs getroffenen Richtung verlaufen sehen. Bald nimmt dieses Muskelsystem an Mächtigkeit ganz bedeutend zu (Figg. 57, 58), ja es übertrifft schließlich alle anderen an Umfang (Fig. 59). Seine Funktion besteht in Vor- und Zurückziehen des Fußes, seine Mächtigkeit erklärt die außerordentlich starke Beweglichkeit des Fußes, die freilich durch die Kontraktilität der vorderen Fußspitze nicht unwesentlich erhöht wird.

Kaum ein anderes Organsystem als das Muskelsystem zeigt uns deutlicher den Gegensatz von Larvenorganisation und erwachsenem Thiere. Das eine System wird durch ein anderes mit dem Wechsel von Gestalt, Bedürfnissen und Lebensweise ersetzt. Aber nur theilweise — Theile des einen Systems greifen nöthigenfalls unterstützend in das andere ein. Die Thätigkeit der larvalen Retraktoren wird erst vervollkommnet durch die korrespondirende Thätigkeit des vorderen Schließmuskels, der die zurückgezogenen Organe erst völlig gegen die schädliche Umgebung abzuschließen vermag. Eine derartige Wechselwirkung hat naturgemäß starke Verschiebungen der zeitlichen Anlagen zur Folge, und daraus erklärt sich die so außerordentlich frühe Anlage des vorderen Schließmuskels. Doch wir wollen zunächst in unserer Schilderung der einzelnen Organe fortfahren, am Schlusse werde ich auf diese theoretischen Fragen im Zusammenhange eingehen.

6. Nervensystem und Sinnesorgane.

In der Regel besitzen die Lamellibranchiaten drei Paare von Ganglien, ein Cerebral-, Pedal- und Visceralganglion, die unter einander durch lange Kommissuren verbunden sind. Entwicklungsgeschichtlich legen sie sich sämmtlich getrennt von einander an, nur das Gemeinsame zeigend, dass sie alle dem Ektoderm entstammen, während im Übrigen die Vorgänge bei ihrer Entwicklung recht verschieden von einander sind.

Das Cerebralganglion, welches wir hier zuerst betrachten wollen, ist seiner Genese nach aufs engste mit einem larvalen Sinnesorgane, der Scheitelplatte, verknüpft. Wir müssen desshalb zunächst etwas genauer auf diese selbst eingehen. Sie liegt genau in der mittleren Längslinie des Velums, etwas nach vorn und unten verschoben. Schon sehr frühzeitig beginnt sich ihre Anwesenheit bemerkbar zu machen durch das Auftreten eines zarten Cilienbündels (Figg. 68—70 *sp*), dem bald auch eine starke Verdickung des Epithels gegenüber den sich abflachenden Velarzellen folgt (Figg. 102, 130 *sp*). Die Zahl der

Cilien ist auf den älteren Stadien stets eine recht beträchtliche, wie sie auch von Mytilus durch Barrois und von Yoldia durch Drew beschrieben wurden. Hatschek giebt dagegen die Zahl der Scheitelcilien für Teredo auf drei an, zwei schwächere und eine stärkere, die immerhin vielleicht ebenfalls aus Bündeln zarterer Cilien zusammengesetzt sind. Horst erwähnt sie von Ostrea überhaupt nicht. Der Zellenhaufen der Scheitelplatte nimmt schnell an Umfang zu (Fig. 103), an seiner Oberfläche ist er von dem Pigment, welches die ganze obere Seite des Velums bedeckt, fast oder völlig frei. Der Wimperbüschel liegt schon jetzt nicht mehr genau central, sondern er verschiebt sich in die hintere Hälfte der Scheitelplatte. Mit dieser Verschiebung des Wimperbüschels erfolgt zugleich eine Veränderung des vorderen Theiles der Scheitelplatte. Die Kerne derselben ziehen sich nämlich von der Oberfläche zurück und lassen so eine feinkörnige, kernfreie, obere Schicht hervortreten, die sich bald zu einer Grube vertieft (Fig. 104—106 *sg*). Weiterhin löst sich von dem Grunde eben dieser zuletzt geschilderten Scheitelgrube eine mächtige Zellenschicht los, in welcher die erste Anlage des Cerebralganglions zu sehen ist (Fig. 105 *cg*). Die einfache Scheitelplatte ist so zu einem äußerst komplicirten Gebilde geworden (Figg. 104, 105), sich zusammensetzend aus dem Reste des cilientragenden, hinteren Theiles (*sp*), aus der vorderen Scheitelgrube (*sg*) und aus dem sich abschnürenden Cerebralganglion (*cg*). Von diesen drei Theilen wird der erstere völlig aufgelöst und abgeworfen, der feste Verband seiner Zellen lockert sich sehr bald (Fig. 105), die Cilien verlieren an Umfang und fallen ab. Die beiden letzteren Theile sind bleibende Gebilde, die in ihrer Entwicklung zunächst noch einen innigen Verband zeigen, später aber völlig verschiedene Wege einschlagen. Eine Reihe von Querschnitten auf einander folgender Stadien mag uns diese Verhältnisse näher erläutern. Auf dem jüngeren Stadium von Fig. 107 ist die Scheitelgrube noch mäßig vertieft, ihre feinkörnige, pigmentfreie oberflächliche Schicht tritt klar hervor. An dieselbe schließt sich eine mächtige Kernmasse an, die nach unten in zwei Zipfel ausgezogen ist und in ihrem Inneren ebenfalls eine kernfreie, feinfaserige Substanz erkennen lassen. Wir haben hierin das spätere Cerebralganglion mit seiner Fasersubstanz vor uns. Das nächstfolgende Stadium von Fig. 108 zeigt uns alle diese Theile bereits weit schärfer differenzirt. Die oberflächliche Grube hat sich vertieft, sie ist im Inneren von einem feinen Saume ausgekleidet, den ich für einen Wimperbesatz halten möchte, wenn es mir auch selbst mit den stärksten Vergrößerungen nicht gelang, denselben in seine Bestandtheile aufzulösen. Die Kerne in der Umgebung dieser Grube ordnen sich regelmäßig zu einem Epithele an, während die nach innen davon liegende Kernmasse des Cerebralganglions deutlich durch eine Trennungslinie, die übrigens auch schon auf Fig. 107 angedeutet ist, von denselben geschieden ist. In der Cerebralganglienanlage (*cg*) selbst zeigt die Fasersubstanz eine beträchtliche Massenzunahme. In Fig. 109 ist die Sonderung der beiden Theile bis auf die unterste Berührungsstelle vollzogen. Die Scheitelgrube hat sich sehr vertieft, ihr inneres Lumen mit dem zarten Saume tritt deutlich hervor, ihr Epithel ist regelmäßig einschichtig angeordnet. Die an den Seiten der Scheitelgrube bisher noch fast an das Dach des Velums heranreichenden Zellenmassen des Cerebralganglions haben sich weit ins Innere zurückgezogen und in Fig. 110 endlich ist die Loslösung des Ganglions vollendet. Schon während der Abschnürung legen sich die beiden Hälften des Cerebralganglions allmählich immer dichter dem Ösophagus an, und nach derselben haben sie fast völlig ihre definitive Lage auf der Dorsalseite desselben eingenommen. Das Cerebralganglion ist somit fertig ausgebildet, es entsteht dadurch, dass es sich in seiner Gesammtheit, d. h. mit beiden Ganglienhälften wie Kommissur, einheitlich und in kontinuirlichem Zusammenhange von seinem Mutterboden loslöst; ich hebe dies besonders hervor im Gegensatz zu den übrigen Ganglien.

Die Beobachtungen über die Umbildung der Scheitelplatte in das Cerebralganglion sind nur spärlich. HATSCHEK hat bei Teredo zwar die Zweitheilung derselben in zwei nach innen verlaufende Zipfel beobachtet, dessgleichen die Loslösung des Ganglions selbst unter Abspaltung einer an der Oberfläche verbleibenden Epithelplatte, giebt jedoch keine weiteren Details dieser komplicirten Vorgänge. HORST spricht bei Ostrea von einer Zweitheilung der Scheitelplatte durch eine oberflächlich gelegene Grube (Scheitelgrube?), geht aber im Einzelnen ebenfalls nicht näher darauf ein. Bei der so stark abweichenden Larvenform von Yoldia limatula beschreibt DREW auf den jüngeren Stadien einen weniger engen Zusammenhang von Scheitelplatte und Cerebralganglienanlage. Erst später treten die zu beiden Seiten der Scheitelplatte auswandernden Ganglienzellen mit derselben in Berührung, vertiefen sich jederseits zu einer Grube, die nach außen in eine gemeinsame Einsenkung übergehen, und bilden endlich ihre innere Masse zu dem kompakten Ganglion um. Bei Nucula dagegen sind nach demselben Autor Scheitelplatte und Ganglienanlage untrennbar vereinigt, die Ausbildung einer grubenförmigen Einsenkung unterbleibt hier. Bei Cyclas ist nach ZIEGLER mit der Rückbildung des Velums auch die Scheitelplatte reducirt, das Cerebralganglion geht einfach aus einer paarigen Ektodermverdickung über der Mundöffnung hervor. Ähnlich verhalten sich die Unioniden nach F. SCHMIDT.

Bei Proneomenia nimmt nach GIARD die Scheitelplatte gar keinen Antheil an der Bildung des Cerebralganglions, dieses entsteht unabhängig davon aus zwei seitlich vom larvalen Stomodäum sich einsenkenden Zellenhaufen, die freilich auch noch andere Theile der Larve liefern sollen. Auf die Prosobranchier und Gastropoden komme ich weiter unten zu sprechen.

Wir müssen nun nochmals zu dem Theile der Scheitelplatte zurückkehren, den wir auf dem Stadium von Fig. 109 als eine tief eingesenkte Grube (*sg*) verließen. Die weiteren Veränderungen derselben sind zunächst noch gering, sie bestehen im Wesentlichen nur in einer Verdickung des Wandepithels, welches stark mehrschichtig wird (Fig. 110 *sg*). Ihr inneres Lumen stellt einen kurzen, schmalen, in die Längsrichtung des ganzen Velums gestellten Spalt dar, der je nach dem Zustande des Velums bald frei an der Oberfläche liegt (Figg. 108, 109), bald tief ins Innere versenkt erscheint (Fig. 110).

Was die Bedeutung dieses Organs auf den jüngeren Stadien anlangt, so kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass dasselbe ein Sinnesorgan darstellt, welches weit wirksamer sein muss als der schon früh sich auflösende cilientragende Theil der Scheitelplatte. Durch den engen Spalt ist die innere Fläche der Grube in steter Berührung mit dem umgebenden Wasser, der zarte Saum mag den Reiz übermitteln.

Höchst merkwürdig und interessant ist nun das weitere Schicksal dieser Scheitelgrube. Dieselbe geht nicht zu Grunde, sondern wird beim Aufbau des Körpers der erwachsenen Muschel verbraucht, sie bildet sich um zu den Mundlappen. Es ist dies um so überraschender, als man letzteren jetzt allgemein weniger die Funktion eines Sinnesorgans als vielmehr eines Strudelapparates zum Herbeischaffen der Nahrung zuschreibt. Die Umwandlungen, welche die Sinnesgrube in die Mundlappen überführen, habe ich in den Figg. 168—173 auf Taf. XIII dargestellt, sie hängen eng zusammen mit der Reduktion des Velums beim Festheften der Larve. Wenn nämlich das Velum zusammenschrumpft und eine zerlappte Form annimmt (Fig. 168 *v*), erweitert sich zunächst der Spalt der Scheitelgrube. Diese Erweiterung nimmt nach dem Abwerfen des Velums und nach dem Festheften der Larve stark zu (Fig. 169), die seitlichen Partien der Scheitelgrube verschieben sich nach den beiden Seiten und ventralwärts und kommen so zu beiden Seiten des Mundes zu liegen (Fig. 170 *ml*).

Diese Veränderungen werden uns noch klarer werden durch die Betrachtung einiger Totalfiguren. Mit dem Zusammenrücken von Mund und vorderem Schließmuskel in Folge des Zusammenschrumpfens des Velums erleidet auch die Scheitelgrube eine Verlagerung nach vorn und unten, so dass sie unmittelbar über den Mund zu liegen kommt. Fig. 57 auf Taf. V erläutert dies zur Genüge. Wir sehen zwischen den Resten des Velums zu oberst eine zusammengeschrumpfte Zellenmasse liegen, die hinteren Theile der ursprünglichen Scheitelplatte, es folgt sodann nach unten hin das Cerebralganglion (*cg*), und endlich zu unterst eine kugelige Zellenmasse (*sg*), die nichts Anderes darstellt als die nach vorn verschobene Scheitelgrube. Diese Verschiebung schreitet nun weiter vorwärts, wobei die in Folge der oben erwähnten Verbreiterung der Scheitelgrube nunmehr seitlich liegenden Zellplatten zapfenförmig auswachsen (Figg. 58, 171 *ml*), und so der Gestalt der Mundlappen sich bereits sehr bedeutend nähern. Während der ursprünglich zarte Saum der Scheitelgrube verloren zu gehen scheint, bildet sich jetzt ein neuer, kräftiger Cilienbesatz aus (Figg. 171, 173), welcher später beibehalten wird.

Noch weit mehr tritt die typische Gestalt des Mundlappens in Fig. 59 auf Taf. V hervor, er hat sich jetzt bereits bis weit nach hinten gegen die Kiemenblättchen ausgedehnt. Zwei Sagittalschnitte mögen nochmals die Lagebeziehungen zwischen Scheitelgrube und Mundlappen veranschaulichen. Auf dem Schnitt von Fig. 172 auf Taf. XIII sehen wir den vorderen Theil einer sich eben festsetzenden Larve im Medianschnitt dargestellt. Derselbe entspricht ziemlich genau dem Stadium von Fig. 57 auf Taf. V. Wir sehen zunächst allenthalben Theile des zerfallenden Velums (*v*), dessgleichen des sich ebenfalls auflösenden vorderen Mundkegels. Über dem letzteren liegt nun eine sehr dicke Zellenplatte (*sg*), welche nichts Anderes darstellt als die ausgebreitete Scheitelgrube, sehr deutlich ist noch die ursprüngliche Lage des Cerebralganglions zu seinem Mutterboden zu erkennen, und dieselbe lässt sich selbst noch auf einem weit späteren Stadium erkennen (Fig. 173), der ganze Komplex hat hier nur die volle Verschiebung nach vorn und unten bereits durchgemacht (vgl. Figg. 57, 58 und 59). Diese Bildungen stellen natürlich zunächst nur den äußeren Mundlappen dar. Wenn ich dann noch hinzufüge, dass der innere Mundlappen durch ein Auswachsen an der hinteren und inneren Seite des äußeren zu Stande kommt, so ist der ganze Apparat hiermit im Wesentlichen ausgebildet, hervorgegangen in seiner Gesammtheit aus einem larvalen Sinnesorgane. So verschieden beide Gebilde zunächst auch erscheinen, der Process der Ausbreitung der Scheitelgrube und der Verschiebung ihrer beiden Hälften nach den Seiten und hinten genügt, um sie aufs engste zu verknüpfen. Mögen also immerhin auch die morphologischen Verhältnisse einer Deutung dieser Gebilde als Sinnesorgane weniger günstig sein, jedenfalls weist ihre Entwicklungsgeschichte durchaus auf eine ursprüngliche derartige Funktion hin, mag dieselbe auch im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren gegangen sein.

Von Interesse ist ein Vergleich dieser Gebilde mit ähnlichen Organen bei den Pulmonaten. Freilich sind die Verhältnisse hier sehr stark modificirt, aber trotzdem glaube ich, dass Vergleichspunkte sich herausfinden lassen. Die Gebilde, welche bei den Pulmonaten in Betracht kämen, wären Cerebralganglien, Cerebraltuben, Tentakel und Mundlappen. Die Embryonalanlagen aller dieser Theile fassen P. und F. SARASIN als Sinnespfannen zusammen und setzen sie dem Velum homolog. Ich kann mich dieser Ansicht nicht völlig anschließen, und muss damit auch der Auffassung mancher anderer Autoren entgegentreten. Denn auch CONKLIN leitet bei einem Prosobranchier die Tentakel aus dem präoralen Velarrande ab. Wir dürfen vielmehr diese Gebilde, und hierin neige ich eher der Auffassung F. SCHMIDT's zu, nur als Homologa der Scheitelplatte, resp. der denselben entsprechenden Körperpartien betrachten, nicht des Velums. Denn dieses ist ein vergängliches Larvenorgan, welches abgeworfen und nicht weiter zum Aufbau des Körpers verwandt wird. Wir können uns sehr wohl denken, dass die Scheitelplatte bei Reduktion des Velums sich eng dem oberen Mundrande anlegte, ja selbst an den Seitenrändern desselben hinabzog, wir erhalten dann völlig die Verhältnisse der Pulmonaten, wo aus den oberen Theilen Cerebralganglien und Cerebraltuben hervorgehen, aus den unteren, die unmittelbar über und seitlich vom Munde liegen, der Tentakelapparat. Im Einzelnen freilich, in der speciellen Differenzirung, sind die Homologien noch nicht mit Sicherheit zu ziehen, ob z. B. die Cerebraltuben vielleicht Theilen der Scheitelgrube entsprechen. Sehr wahrscheinlich erscheint es mir jedenfalls, dass die Höcker, aus denen bei den Pulmonaten die Tentakel hervorgehen, zum mindesten Theilen der Scheitelgrube homolog sind, nimmt doch letztere bei ihrer Umwandlung in die Mundlappen ganz die gleiche Lage seitlich vom Munde ein. Es würden also dann die Mundlappen der Lamellibranchiaten dem Tentakelapparat der Gastropoden gleichzusetzen sein, eine sicherere Begründung freilich dieser Ansicht kann nur durch erneute Untersuchungen an Zwischenformen gewonnen werden.

Sehr stark modificirt scheinen die Verhältnisse bei Cyclas zu sein, von den Unioniden ganz zu schweigen. Hier, bei Cyclas, dehnen sich nach den übereinstimmenden Beobachtungen von ZIEGLER und F. SCHMIDT die Partien, welche die Mundlappen liefern, nicht nur an den Seiten des Mundes aus, sondern sie verwachsen sogar auf der Unterseite desselben in der Medianlinie, so dass eine Art bewimperter Ring entsteht, aus dem sich dann direkt durch Spaltung die vier Mundlappen differenziren. Ich muss diese Erscheinung für einen sehr stark abgekürzten und direkten Entwicklungsgang halten.

Wir wollen nunmehr in der Betrachtung des Nervensystems weiter fortfahren. Die Vorgänge, welche zur Bildung des Pedalganglions führen, sind durchaus anderer Art. Schon wiederholt wurde die Umwandlung der Ventralseite in den Fuß eingehender erörtert. Die ersten Anlagen des Pedalganglions treten auf dem, durch die beiden Mantelfalten als länglichen Wulst hervorgehobenen, mittleren Körpertheile der Ventralseite auf, etwa zur Zeit des Stadiums von Fig. 52 (*pg*) auf Taf. V. Sie bilden zunächst zwei schwache, symmetrisch zur Mittellinie gelegene Ektodermverdickungen (Fig. 111 *pg*), schwellen aber bald an und bilden sodann zwei mächtige Wülste, die sich in der Mittellinie berühren, aber nie zunächst verschmelzen (Fig. 112 *pg*). Mit der weiteren Ausbildung dieser Verdickung ist eine eigenthümliche Erscheinung verknüpft, die unregelmäßige Wucherung geht in eine Art Einstülpung über. Nicht nur, dass sich eine kleinere Einsenkung thatsächlich vorübergehend zeigt (Fig. 113), auch die Kerne der ganzen Anlage ordnen sich völlig entsprechend einer Einstülpung an. Ein tief einschneidendes Lumen kommt nie zu Stande, seine Stelle nimmt feinkörniges, kernloses Plasma ein, das die spätere Punktsubstanz des Ganglions liefert. Das Ganze stellt eine Zwischenstufe zwischen unregelmäßiger Wucherung und einer regelrechten Einstülpung dar, am besten ist es wohl mit einer sich krümmenden, dicken Platte zu vergleichen. In der Mittellinie legen sich beide Hälften dicht an einander, immer noch ohne zunächst zu verschmelzen (Fig. 113). Die weiteren Vorgänge führen endlich zur Abschnürung der ganzen Anlage. Die einwärts gekrümmte Platte verengt sich sehr stark an ihrer äußeren Ansatzstelle, die Falte wird dadurch bedeutend erhöht, die Ansatzstelle immer mehr verdünnt (Fig. 114), bis sich dieselbe gänzlich loslöst, so dass alsdann zwei getrennte Ganglienhaufen im Inneren des Fußes liegen, zusammengesetzt aus einer mehrschichtigen Zellenlage, die zu innerst die Fasersubstanz einschließt. Erst dann beginnt die Verschmelzung der beiderseitigen Ganglienhälften einzutreten, die Fasersubstanz der einen Hälfte verbindet sich direkt mit derjenigen der gegenüberliegenden, es entsteht auf diese Weise die Querkommissur (Fig. 115). Während also bei dem Cerebralganglion das ganze Ganglion sammt Kommissur einheitlich sich anlegte, entstehen hier die einzelnen Theile getrennt von einander und vereinigen sich erst nachträglich.

Auffallenderweise leitet HATSCHEK bei Teredo das Pedalganglion aus einer medianen, unpaaren Verdickung ab, die vielleicht sogar einer Einstülpung entsprechen könnte, wie er aus einer in der Mitte liegenden Linie schließen zu müssen glaubt. Diese Linie ist thatsächlich vorhanden, sie hat aber nichts mit einer Einstülpung zu thun, sondern stellt die mediane Trennungslinie beider Hälften dar (vgl. Figg. 55 und 113). Die Loslösung der Anlage durch Einschiebung von Mesodermzellen beschreibt er im Wesentlichen richtig, nur stellt diese Zellenmasse, wie oben bereits ausgeführt, die Mesenchym-Muskelanlage des Fußes nebst der Byssusdrüsenanlage dar, die thatsächlich sehr stark das Ganglion nach innen drängen, abgesehen natürlich von der in seiner Entwicklungstendenz liegenden Eigenbewegung.

Die übrigen Angaben über andere Formen sind größtentheils weniger bestimmt. HORST bildet die Pedalganglionanlage für Ostrea sehr klar ab, ist aber zweifelhaft, ob er sie wirklich in dem beschriebenen Gebilde vor sich habe, was sicherlich der Fall ist. Weniger klar erscheint mir die Darstellung WOODWARD's, wenn sie auch einige Punkte zweifelsohne richtig stellt.

Kurz beschrieben hat endlich KORSCHELT die Pedalganglienanlage von Dreissensia auf einer einfachen Figur, und weiter DREW dieselbe für Yoldia und Nucula aus einer Ektodermverdickung abgeleitet.

Ausführlicher sind wieder die Beobachtungen ZIEGLER's an Cyclas. Hier soll die Entwicklung des Pedalganglions in enger Beziehung zur Ausbildung der Byssusdrüse stehen. Das Wichtigste in dieser Darstellung ist, dass wir auch hier eine paarige ektodermale Wucherung vor uns haben, die Details derselben sind mir nicht völlig klar geworden. Jedenfalls glaube ich kaum, dass die »großen Zellen der Byssusdrüsenanlage« auch zugleich die Anlage des Ganglions enthalten, dass es sich hier vielmehr, ganz wie bei Dreissensia, nur um eine räumliche Anlagerung handelt, während die eigentliche Wucherungsstelle entweder unmittelbar neben der Byssusdrüsenanlage liegt, oder zeitlich vor ihr dieser Process an nahezu derselben Stelle stattgefunden hat. Ein Vergleich der Figg. 15, 20 und 21 ZIEGLER's rechtfertigt durchaus eine derartige Deutung, die ich in gleicher Weise auf die Beobachtungen F. SCHMIDT's bei den Unioniden anwenden muss, wo ebenfalls enge Beziehungen von Pedalganglion und Byssusdrüse bestehen sollen. Auch hier wird es sich nur um dichte Anlagerung, keinen inneren Zusammenhang handeln.

Die Entstehung des Visceralganglions ist weitaus am schwierigsten zu beobachten, da der Ort der Entstehung fortwährenden Lageverschiebungen ausgesetzt ist. Die erste Anlage besitzt eine höchst merkwürdige Beziehung zur Pedalganglienanlage, indem dieselbe nämlich direkt hinter der letzteren aus einer zweiten, ebenfalls paarigen Wucherung der Ventralseite hervorgeht (Fig. 116 *vg*). Es ist nicht zu leugnen, dass die Ähnlichkeit dieses Stadiums mit einem sich von der Ventralseite loslösenden »Bauchstrange« eine recht auffallende ist, doch sehr bald beginnt dieselbe sich völlig zu verwischen, und zwar durch Ausbildung der hinteren Fußfurche. Dieselbe schneidet genau in der Trennungslinie zwischen Pedal- und Visceralganglion ein und entfernt auf diese Weise beide Anlagen sehr schnell von einander. Das Pedalganglion behält seine Lage im Großen und Ganzen bei, das Visceralganglion dagegen wird nach hinten gedrängt und kommt so allmählich in den von dem Fuße durch die tiefe hintere Fußfurche getrennten hinteren Körpertheil zu liegen (Figg. 53, 54, 56 *vg*). Es liegt hier zunächst unmittelbar der Ventralseite des Darmes an, später schiebt sich zwischen diese beiden der hintere Schließmuskel ein, so dass alsdann das Ganglion direkt auf den Muskel zu liegen kommt (Figg. 58, 59).

Inzwischen haben sich auch die histologischen Differenzirungen innerhalb des Ganglions vollzogen. Die starken Zellwucherungen zu beiden Seiten des Körpers wachsen auf einander zu (Fig. 116 *vg*) und bilden so die Kommissur, die sich freilich zum Theil auch direkt aus dem Ektoderm herauszubilden scheint. Auf gewissen, etwas älteren Stadien (Fig. 117) ist wenigstens eine Trennung von Ektoderm und Ganglion nicht festzustellen, während freilich die seitlichen Wucherungen die weitaus stärksten sind. Die weitere Ausbildung besteht nun in einer einfachen Loslösung dieser Zellenmassen und der Differenzirung von Fasersubstanz im Inneren, wodurch wir dann endlich das fertige Bild des Visceralganglions, wie es uns Fig. 118

zeigt, erhalten. Das äußere Körperepithel (*ep*), dem das Ganglion dicht anliegt, ist nun im Vergleiche mit Fig. 117 wieder deutlich abgegrenzt.

Wo die Entstehung des Visceralganglions bisher deutlich verfolgt wurde, da besteht kaum ein Zweifel über seine ektodermale Herkunft, Ziegler giebt dieselbe für Cyclas an, F. Schmidt für die Unioniden, Drew für Yoldia und Nucula.

Diese drei Ganglienpaare bauen normalerweise das gesammte Nervensystem der Lamellibranchiaten auf. Vergleichend-anatomisch hat man diese Ganglien als aus einer größeren Zahl hervorgegangen anzusehen, das Cerebralganglion aus Cerebral- + Pleuralganglion, das Visceralganglion aus Visceral- + Abdominalganglion. Bei den primitivsten Lamellibranchiaten (Nucula) ist nun thatsächlich noch ein Pleuralganglion erhalten, und dasselbe glaube ich entwicklungsgeschichtlich wenigstens auch für Dreissensia nachweisen zu können, in ähnlicher Weise, wie es bereits Sigerfoos an einer Pholadide (Xylotrya fimbriata) beobachtete. Dort liegt nämlich auf einem gewissen Stadium seitlich vom Cerebralganglion und durch eine kurze Kommissur mit ihm verbunden ein wohl geschiedenes Pleuralganglion, das später mit dem Cerebralganglion verschmilzt. Dreissensia verhält sich ähnlich. Zu dem Zeitpunkte, wann das Cerebralganglion sich von der Scheitelplatte loszulösen beginnt, sieht man an der seitlichen Körperwandung etwa in der Mitte zwischen Cerebral- und Pedalganglion ein kleines Zellenhäufchen liegen (Fig. 121 *plg*), welches aus einer Wucherung des Ektoderms seinen Ursprung nimmt (Fig. 119 *plg*), sich abrundet, im Inneren Fasersubstanz entwickelt (Fig. 120 *plg*) und dabei immer enger mit einer vom Cerebralganglion ausgehenden Längskommissur in Beziehung tritt (Fig. 120). Auf älteren Stadien als Fig. 121 rückt es ganz dicht bis an das Cerebralganglion heran (Fig. 109 *plg*), verbleibt in dieser Lagerung ziemlich lange, z. B. noch auf dem Stadium der Fig. 169 (*plg*), bis es dann spurlos mit demselben verschmilzt.

In unmittelbarem Zusammenhange mit dem Pleuralganglion nach hinten zu legt sich auch die Cerebrovisceralkommissur an, theils durch direkte Loslösung vom Ektoderm, wie es schon Ziegler für Cyclas beschrieben hat, theils wohl auch durch Auswachsen von den Ganglien aus, letzteres namentlich von Seiten des Cerebralganglions.

Ob auch das Visceralganglion ontogenetisch noch eine Zusammensetzung aus mehreren Theilen aufweist, vermag ich nicht sicher zu entscheiden, da an der betreffenden Stelle eine so komplicirte und wechselnde Anhäufung von Zellelementen statt hat, dass ein kleinerer, wenig oder gar nicht differenzirter Zellkomplex sich sehr leicht der Beobachtung entziehen kann, wahrscheinlich ist mir jedoch seine Gegenwart nicht.

In neuerer Zeit wurde von Babor für Dreissensia außerdem noch ein Parietalganglion nachgewiesen. Man könnte nun auf die Vermuthung kommen, dasselbe sei mit dem soeben beschriebenen Pleuralganglion identisch. Mehrere Gründe sprechen jedoch durchaus gegen diese Annahme. Was zunächst die Lage seiner Entstehung anlangt, so könnte hier eine Entscheidung zweifelhaft erscheinen, man betrachte beispielsweise die Fig. 121. Seine spätere Entwicklung jedoch lässt keinen Zweifel über seine Natur mehr zu, sein Heranrücken an das Cerebralganglion und Verschmelzung mit demselben spricht durchaus für seine Deutung als Pleuralganglion. Freilich habe ich das Parietalganglion Babor's auf meinen Schnittserien nicht auffinden können, trotzdem ich recht alte Stadien auf dasselbe hin untersucht habe. Sollte dasselbe aber späterhin doch noch auftreten, so hätten wir in Dreissensia eine Form vor uns, die in recht weitgehendem Maße auf eine Urform mit ausgebildetem Gangliensystem hinwiese, wie es uns bei den Prosobranchiern völlig erhalten geblieben ist.

Was die Sinnesorgane anlangt, so sind dieselben sehr bald erledigt, da dieselben bei den Lamellibranchiaten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die Scheitelplatte wurde bereits oben eingehend behandelt, Augen oder augenähnliche Gebilde, wie sie z. B. Lovén bei verschiedenen Muschellarven in mannigfacher Ausbildung beobachtet hat, fehlen Dreissensia völlig, es bleiben also nur die Otocysten zu betrachten übrig.

Die Otocysten entstehen aus einer regulären Ektodermeinstülpung jederseits, die im inneren Winkel der beiden Mantelfalten sich in das Innere des Fußes einsenken (Fig. 122 *ot*) und bald zu einem regelmäßigen, aus kubischen Zellen zusammengesetzten Bläschen abschnüren (Fig. 123 *ot*). Eine ganz ähnliche Entstehung nimmt die Otocyste bei allen bisher beobachteten Muscheln, bei Teredo nach Hatschek, bei Yoldia und Nucula nach Drew, bei Cyclas nach Ziegler, bei den Unioniden nach F. Schmidt.

Das Bläschen legt sich sehr bald dem Pedalganglion dicht an, seine Zellen flachen sich sehr bedeutend ab und scheiden einen Otolithen ab. Den Zustand, auf welchem die Otocyste bis zu den von mir untersuchten Stadien verharrte, stellt uns Fig. 124 dar. Wir sehen das mächtige, bereits fertig ausgebildete Pedalganglion und seinen beiden Hälften seitlich tief eingelagert die Otocysten (*ot*). Ihr Epithel ist sehr stark abgeflacht, in der Mitte liegt der Otolith (*ol*), der durch einige sehr zarte Cilien im Inneren schwebend erhalten wird. Diese Cilien sind in konservirtem Zustande nur schwer zu erhalten, im Leben macht sich ihre Gegenwart dadurch bemerkbar, dass der Otolith innerhalb des hellen Bläschens in stetig zitternder Bewegung begriffen erscheint. Einzelne Cilien, wie sie HATSCHEK für Teredo in größerer Zahl angiebt, habe ich in Folge der starken Flimmerung überhaupt nicht scharf geschieden erkennen können.

7. Darmkanal.

Die Entwicklung des Darmkanals wurde bereits in früheren Kapiteln des öftern gestreift, namentlich in seinen jüngeren und jüngsten Stadien. Wir sahen, wie derselbe sich aus drei verschiedenen Abschnitten zusammensetzte, aus dem eigentlich verdauenden Theile, dem Mitteldarme, aus dem Vorderdarme, der einer sekundären Einstülpung an Stelle des geschlossenen Blastoporus seinen Ursprung verdankte, und endlich aus dem Enddarme, der ebenfalls aus einer sekundären Ektodermeinstülpung hervorgeht. Dieses Proktodäum ist jedoch weitaus nicht so mächtig ausgebildet wie das Stomodäum. Eine erste Andeutung seiner Anlage sehen wir in Fig. 70 auf Taf. VI (*pr*), wo einige wenige Zellen sich etwas gegen das Innere vordrängen. In Fig. 126 auf Taf. X macht sich jedoch bereits eine schwache Einsenkung (*pr*) bemerkbar, dieselbe nimmt in Fig. 127 bedeutend zu, verschmilzt endlich mit dem dicht anliegenden Theile des Dünndarmes (Fig. 128), worauf sodann der Durchbruch erfolgt zur Bildung des Afters (Fig. 129 *af*).

Ein Proktodäum wurde bei Muscheln bisher von HATSCHEK bei Teredo beobachtet, dessgleichen giebt LOVÉN eine vertiefte Einsenkung an der Stelle des späteren Afters an, völlig zu fehlen scheint es dagegen Cyclas nach ZIEGLER, wie auch den Unioniden nach F. SCHMIDT und SCHIERHOLZ. Ein Stomodäum dagegen ist stets vorhanden, selbst bei der so sehr stark abgeänderten Glochidiumlarve der Unioniden, wo eine besondere Bildung (Mittelschild der Autoren = oral plate LILLIE's) diese Anlage darstellt.

Diese drei verschiedenen Bestandtheile bauen den ganzen Darmkanal auf, sie erleiden mannigfache Modifikationen und Umwandlungen, bis sie ihre endgültige Gestalt erhalten. Wir werden dieselben jetzt der Reihe nach betrachten.

Der Vorderdarm ist wohl der Theil, welcher die geringsten Veränderungen durchzumachen hat. Das früher bereits eingehend beschriebene Stomodäum drängt die Mitteldarmanlage weit nach innen zurück und dehnt sich dabei selbst zu einem nach innen verengten Rohre aus (Fig. 130 auf Taf. X). Seine Zellen nehmen allmählich einen stark vacuolisirten Bau an und senden einen außerordentlich mächtigen Wimperapparat in den Schlund hinein (Fig. 130). Diese Wimpern füllen den Ösophagus völlig aus, sie ragen vorn weit aus demselben hervor und befördern durch ihre Strudelbewegung die Nahrungskörper in den sich unmittelbar anschließenden Magen. Auf Querschnitten ist außerdem noch deutlich als Abgrenzung der Schlundzellen gegen den Schlund eine starke Cuticula zu beobachten (Figg. 119, 120 auf Taf. X, *cu*).

Eigenthümlich ist es, dass an dem Ösophagus selbst entwicklungsgeschichtlich keine Spur des charakteristischen Molluskenorgans, der Radulatasche, aufzufinden ist. Bei primitiven Muscheln (Nuculiden) hat man rudimentäre Gebilde am Ösophagus aufzufinden vermocht, die eine gewisse Ähnlichkeit mit der Radulatasche der übrigen Mollusken nicht verkennen lassen, entwicklungsgeschichtlich hat sich nicht die allergeringste Andeutung einer solchen erhalten. Zwar erwähnt LOVÉN bei Cardium an der hinteren Wand des Ösophagus einen kleinen Zapfen, lässt es aber selbst unentschieden, ob er hier wirklich ein Homologon der Zunge vor sich habe.

Die stärksten Umgestaltungen erleidet der Theil, welcher als Mitteldarm sich aus den eingestülpten, vegetativen Zellen ableitete. Derselbe zerfällt zunächst in zwei scharf zu scheidende Abschnitte, in den vorzugsweise verdauenden Theil, der Magen, Leber und Krystallstielblindsack umfasst, und in den Dünndarm, der mit dem kurzen Proktodäum zu einer Einheit verschmilzt und in seinem Endabschnitt den Enddarm darstellt. Schon in Fig. 69 und noch mehr in Fig. 70 auf Taf. VI lassen sich die beiden Hauptabschnitte aus einander halten, weit schärfer heben sie sich aber in den darauf folgenden Stadien ab, man vergleiche neben der Fig. 132 auf Taf. X die Totalansichten von Figg. 49 ff. auf Taf. V.

Betrachten wir zunächst den Magen nebst dessen Anhangsgebilden. Der eigentliche Magen ist in seiner Entwicklungsgeschichte aufs engste mit der Leber verknüpft, wesshalb wir sie beide zusammen betrachten müssen. Schon auf dem Stadium der Gastrula erwähnte ich die in dem vorderen Theile der Mitteldarmeinstülpung gelegenen Leberzellen, deren Kerne sich durch ein feines Chromatinnetz und deutlichen Nucleolus vor den übrigen auszeichnen (Figg. 66, 67 *lz* auf Taf. VI). Weiter wurde auch bereits ausgeführt, wie im Laufe der Entwicklung sich diese Zellen etwas seitlich und rückwärts verschieben (Figg. 69, 70), bis sie endlich zwei deutliche kleine Ausbuchtungen zu beiden Seiten bilden (Fig. 73 *lz* auf Taf. VII).

An dieses Stadium knüpfen wir jetzt wieder an. Weit schärfer markirt sind die seitlichen Ausbuchtungen bereits in Fig. 78 auf Taf. VII, die Wandung besteht noch aus ganz den gleichen hellen, bläschenförmigen Kernen. Das Lumen, sowohl von Magen wie Lebersäckchen, ist bis zu diesem Stadium noch sehr gering, nun aber — es geschieht dies etwa auf dem Stadium von Fig. 49 auf Taf. V — beginnen sämmtliche Zellen, Magen- wie Leberzellen, stark zu vacuolisiren, wie es Fig. 131 auf Taf. X zeigt, ein Schnitt quer durch den ganzen Komplex. Der nun folgende Vorgang scheint sich derart abzuspielen, dass die Vacuolen zum mindesten theilweise zusammenfließen und so plötzlich im Inneren ein mächtiges Lumen entsteht (Fig. 132), während die Zellen in Magen und Leber ihre specifische histologische Struktur annehmen. Die Magenzellen bilden bis auf einen weiter unten zu behandelnden Abschnitt ein einfaches abgeplattetes Epithel (Fig. 132 *ma*), welches sich später mit einer deutlichen, dicken Cuticula bedeckt (Fig. 133 *ma*). Merkwürdigerweise geben fast alle Autoren eine Bewimperung des Magenepithels an, so LOVÉN, so HORST, so HATSCHEK und ZIEGLER. Ich kann eine solche Bewimperung auf meinen Schnitten, die sonst alle Details aufs schärfste erhalten zeigen, durchaus nicht auffinden. Sollte nicht wenigstens theilweise bei diesen Angaben eine Verwechslung mit den Cilien des Ösophagus, die in den Magen hineinschlagen, oder mit denen des Krystallstielblindsackes vorliegen?

Seitlich sitzen also dem Magen als zwei Aussackungen die Lebersäcke an, die nun ebenfalls ein deutliches Lumen entwickelt haben. Ihre Einmündungsstelle (Fig. 134) liegt dicht hinter dem Ösophagus, sie gewinnen schnell bedeutend an Umfang und liegen in der Regel etwas asymmetrisch zu beiden Seiten, der rechte Leberlappen weiter nach vorn gegen das Velum verschoben. Man vergleiche hierzu neben der Fig. 134 auf Taf. X die Totalfiguren von Figg. 50—56 auf Taf. V. Auch bei Mytilus edulis liegt nach LACAZE-DUTHIERS der rechte Lebersack mehr nach vorn hin, während der umfangreichere linke sich nach hinten hin ausdehnt, und ein Gleiches beobachtete DREW an Yoldia limatula. Die äußeren Gestaltsveränderungen, wie Lappenbildung (Fig. 59), sowie die einzelnen Lageverschiebungen sind bereits bei der allgemeinen Schilderung der Larve erwähnt worden, nur die histologische Beschaffenheit der Leber bedarf noch einiger Worte. Ich erwähnte schon, dass auch bei ihnen sich eine starke Vacuolisirung bemerkbar macht. Dieser vacuolige Bau bleibt ihnen erhalten. Innerhalb des vacuolisirten Plasmas der Zellen, wie es uns in streifiger Anordnung Fig. 134 (*ls*) zeigt, liegen die einzelnen Kerne zerstreut. Neben freien Kernen treten solche auf, die mit einem Hofe sehr dunklen Plasmas umgeben sind, und diese letzteren sind es, welche die Leber stets sofort auf den Schnitten hervortreten lassen.

Doch ohne weiter auf diese histologischen Details einzugehen, muss ich nun noch einen besonderen Abschnitt des Magens behandeln, der sich schon frühzeitig als eine besondere Vorwölbung desselben auf der rechten Seite bemerkbar macht. Schon LOVÉN beobachtete diesen Abschnitt und unterschied ihn als Pars pylorica von der vorderen Pars cardiaca, HORST nennt sie partie inférieure et supérieure. Er besitzt ein ganz ähnliches Epithel wie der Magen selbst, scheidet aber schon frühzeitig an seiner Innenfläche neben einer deutlichen, sich tief dunkel färbenden Cuticula einen Flimmersaum ab (Fig. 132 *kb*). Die ursprünglich flach napfförmige Gestalt geht bald in einen tiefen Blindsack über, der sich auf der rechten Seite der Larve weit nach hinten erstreckt (vgl. neben Figg. 133 und 134 auf Taf. X die Serie der Figg. 49—56 auf Taf. V), und endlich dem Magen an Umfang fast gleich kommt (Figg. 58, 59 *kb*). Der Flimmersaum hat mit dem Wachsthum des ganzen Gebildes an Umfang stetig zugenommen, im Leben bemerkt man eine ununterbrochene wellenförmige Bewegung über ihn hinlaufen. Die Cilien stehen sehr dicht und sind eng mit einander verbunden, so dass sie fast wie ein von feinen Poren durchsetzter Saum erscheinen. Eine ähnliche Bildung beschreibt SIGERFOOS von Xylotrya fimbriata.

Doch hiermit haben wir die Zusammensetzung dieses Gebildes noch nicht in allen seinen Theilen erschöpft. Nach innen scheidet nämlich die Wandung des Blindsackes eine eigenthümliche, stark lichtbrechende, nicht tingirbare Masse ab, welche das Lumen des Blindsackes völlig erfüllt und sogar noch in den Magen hineinragt, um hier mit undeutlichen, verschwimmenden Kontouren zu enden (Figg. 133, 134 *k*). Dieses Gebilde ist der unter den Lamellibranchiaten sehr weit verbreitete Krystallstiel, die ihn umgebende Scheide der Krystallstielblindsack. Die physiologische Funktion dieses Krystallstieles besteht nach Barrois und Pelseneer darin, durch sein zähes Sekret harte Gegenstände zu umhüllen und so die Magenwand gegen eine Verletzung zu schützen. Die Nahrung der Larve besteht im Wesentlichen aus Plankton, man findet demgemäß in ihrem Magen und Darm oft große Mengen der harten Überreste von Kieselalgen und ähnlichen Organismen, und ein derartiger Schutz erscheint desshalb sehr plausibel.

Alle bisher betrachteten Theile des Darmkanals erläutert nochmals in klar zusammenfassender Weise der Frontalschnitt von Fig. 132. Die Nahrung gelangt zunächst aus dem Ösophagus, von dem der innerste Zipfel mit einem Flimmerbesatz noch eben getroffen ist (*oes*), in den weiten Magen (*ma*). Hier werden die Nahrungspartikeln in stetig rotirender Bewegung erhalten, im Wesentlichen wohl durch die in den Magen hineinschlagenden Cilien des Ösophagus, da dem Magen selbst solche fehlen. Bei dieser heftigen Rotirung gelangen die Nahrungsstoffe in innige Berührung sowohl mit den verdauenden Sekreten der Lebersäcke (*ls*), die vorn am Ösophagus ausmünden, wie auch mit der zähen Masse des Krystallstiels (*k*), dessen seitlich mit einer Rinne versehene Scheide (*kb*) an der rechten, hinteren Seite sich in den Magen öffnet. Die Verdauungsprodukte gelangen sodann in den Dünndarm, zu dem wir jetzt in unserer Betrachtung übergehen wollen.

Wir verließen den Dünndarm, wie er als einfaches Rohr vom Magen aus ventralwärts ziehend in den Enddarm überging und mit dem Ektoderm verschmolz (Fig. 49 auf Taf. V). Dieses Verhalten komplicirt sich aber sehr bald. Die Einmündungsstelle in den Magen, die ursprünglich genau in der Mittellinie lag, erfährt eine Verschiebung nach rechts. Diese Verschiebung dauert so lange an, bis die Einmündungsstelle gänzlich auf der rechten Seite liegt. Mit der Ausbildung des Krystallstielblindsackes kommt sie außerdem genau auf die Grenze zwischen diesem und dem eigentlichen Magen zu liegen (vgl. hierzu Fig. 55 auf Taf. V). Der After bleibt stets in der Mittellinie liegen, am Übergange von der Ventral- in die Hinterseite. Zwischen diesen beiden Endpunkten beginnt nun ein ausgedehntes Längenwachsthum des Dünndarmes, welches naturgemäß eine Schlingenbildung zur Folge hat. Diese Schlinge entsteht dadurch, dass der Dünndarm mit seinem innersten Drittel eine Schleife bildet (Fig. 50), welche am Magen beginnend von rechts nach links hinten, sodann dorsalwärts zieht, hier scharf umbiegt und dem ersten Schenkel zunächst dicht anliegend in gerader Richtung nach unten ventralwärts zieht. Diese Richtungsänderungen sind zunächst noch schwächer angedeutet, prägen sich aber bald scharf aus durch ein starkes Wachsthum der Schleife nach der Dorsalseite hin, womit zugleich ein Umbiegen des vorderen Zipfels der Schlinge nach vorn verbunden ist (Fig. 51). In dieser Tendenz schreitet nun die Entwicklung weiter vorwärts bis etwa zu dem Stadium von Fig. 56. Der Verlauf des Darmes ist jetzt folgender. Von rechts vorn zieht er zunächst nach links hinten, biegt dorsalwärts und nach vorn um, erfährt sodann eine scharfe Knickung nach hinten und verläuft in dieser Richtung wieder zurück, um endlich scharf nach der Ventralseite umzubiegen und von hier in schräger Richtung von der linken Seite aus in die Medianebene zum After zu gelangen. Der Zipfel der Schlinge liegt ganz auf der linken Seite, wie es Fig. 55 deutlich veranschaulicht, daher verläuft ein großer Theil des Enddarmes selbst ebenfalls außerhalb der Medianlinie, und zwar, wie schon gesagt, von links nach rechts, nur der letzte Abschnitt fällt genau in die Medianebene.

Die Umwandlung in die erwachsene Muschel hat wieder bedeutende Veränderungen im Verlaufe des Darmes zur Folge. Mit der Ausdehnung des hinteren Körperabschnittes der Larve wird die Schlinge gleichsam aus einander gezogen (Fig. 58), ihr hinterer Abschnitt läuft ungefähr den entsprechenden Umrissen der Dorsalseite parallel (Fig. 59), behält also so ziemlich seine larvale Lage bei, der vordere Abschnitt dagegen wird immer mehr in den sich mächtig ausdehnenden Fuß einbezogen (Fig. 59). Die ursprüngliche scharfe Knickungsstelle wird dabei bedeutend ausgeglichen, sie scheint sich sogar allmählich etwas nach hinten zu verschieben, wofür ihr Lageverhältnis zu Herz, Niere und Fußretraktor spricht.

Betreffs der histologischen Struktur von Dünn- wie Enddarm ist nur wenig zu sagen. Der Dünndarm besitzt ein einfaches Epithel, welches stark abgeflacht erscheint und nach innen einen dichten Flimmerbesatz trägt, der sich bis auf den Enddarm ausdehnt und sogar aus dem After als Wimperbüschel vortreten kann (Fig. 125). Überhaupt besitzt der Enddarm ganz dieselbe Struktur wie der Dünndarm, eine Grenze ist zwischen beiden unmöglich anzugeben. Nur der letzte Abschnitt des Enddarmes — er dürfte etwa dem Proktodäum entsprechen — weist einige Besonderheiten auf. Seine Zellen sind nämlich zuweilen stark vacuolisirt, ihre Kerne hell bläschenförmig und von einem feinen Chromatinnetz erfüllt (Fig. 125 und besonders Fig. 129).

Was die Funktion dieses Darmabschnittes anlangt, so nimmt er die Verdauungsprodukte des Magens auf; die brauchbaren Stoffe resorbirt der Dünndarm, die unverdaulichen werden als Exkremente nach außen befördert. Häufig sieht man in Folge dessen den Enddarm prall angefüllt mit Diatomeenschalen und ähnlichen Überresten der verschlungenen Protozoen.

8. Gemeinsame Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen.

Als ich bei der Entwicklung von Limax maximus den Ursprung von Herz und Niere aus einer besonderen, ektodermalen Anlage abzuleiten genöthigt war, sprach ich dies bei aller Sicherheit der Beweisführung mit einer gewissen Zurückhaltung aus, da ich mir wohl bewusst war, wie sehr dieses Verhalten unseren bisherigen Anschauungen widersprach. Seitdem hat nunmehr auch Tönniges für Paludina eine ähnliche Entwicklung in Anspruch genommen, und hier bei Dreissensia hoffe ich jetzt diese Verhältnisse noch schärfer präcisiren und in ihrer Bedeutung klarer legen zu können.

Auch bei Dreissensia entstehen Herz und Niere aus einer gemeinsamen Anlage, die völlig unabhängig von den Mesenchymgebilden ist und eine specifische Organanlage darstellt. Freilich umfasst diese Anlage hier auch noch die Genitalorgane, deren Ursprung ich bei Limax maximus noch nicht aufzufinden vermochte, stimmt also darin mit Paludina überein. Auf sehr jungen Stadien noch, wenn gerade das Proktodäum sich anzulegen beginnt, bemerkt man hinter dieser Stelle, die nach hinten durch den postanalen Wimperbüschel abgegrenzt ist, eine starke Zellwucherung (Fig. 70 *hn* auf Taf. VI). Einzelne Zellen drängen sich aus dem Verbande des Ektoderms heraus und schieben sich bis dicht an den Darm heran. Noch schärfer ausgeprägt ist dies Verhalten in den Figg. 126 und 127 auf Taf. X. Deutlich erkennt man hinter dem sich allmählich vertiefenden Proktodäum die massige Zellwucherung (*hn*), die also verhältnismäßig lange in derartig innigem Kontakt mit dem Ektoderm verbleibt. Allmählich freilich lockert sich dieser Zusammenhang, die ausgetretenen Zellen runden sich zu einem kugeligen Häufchen ab, welches hinter dem inzwischen mit dem Proktodäum verschmolzenen Darme liegt, bald sich freier abhebend (Fig. 128), bald eng dem von Darm und äußerer Köperwand gebildeten Winkel sich anschmiegend (Fig. 129). In diesem Zustande bleibt es wiederum längere Zeit unverändert liegen, man vergleiche hierzu nur das bedeutend ältere Stadium von Fig. 130 (*hn*), bis Differenzirungen in seinem Inneren aufzutreten beginnen, welche dazu bestimmt sind, die in dieser Anlage enthaltenen Organe zur Entfaltung zu bringen.

Gemäß dem Orte ihrer Entstehung liegt die ganze Anlage streng bilateral symmetrisch, in so fern das Zellenhäufchen genau in der Medianebene des Körpers gelegen ist. Diese bilaterale Symmetrie erhält einen noch viel deutlicheren Ausdruck im Verlaufe der weiteren Entwicklung. Dieselbe führt zunächst zur Ausbildung zweier in engem Konnexe stehenden Organe, von Herz und Niere. Eingeleitet wird diese Differenzirung dadurch, dass das bisher völlig kompakte Zellhäufchen sich zu lockern beginnt, und ein Theil seiner Zellen sich symmetrisch zu beiden Seiten des Darmes ausbreitet, während der Rest seine Lage unmittelbar unter und hinter dem Darme beibehält. Wir sehen dieses Verhalten klar ausgeprägt in Fig. 135 (*hn*) auf Taf. XI, welche einen Querschnitt in der Ebene des Enddarmverlaufes darstellt, und in welche die unter dem Darm liegenden Restzellen von den folgenden Schnitten eingetragen sind. Die am weitesten nach der seitlichen Körperwandung hingeschobenen Zellen beginnen sich wieder zusammenzuballen, zunächst noch in unregelmäßiger Form (Fig. 136 *n*), dann sich mehr und mehr abrundend (Fig. 137 *n*), und endlich durch kreisförmige Anordnung der Zellen ein kleines Bläschen bildend, welches in seinem Inneren ein bald spaltförmiges, bald rundliches Lumen zeigt (Fig. 138 *n*) — das rechte und linke Nierenbläschen hat sich differenzirt.

Ein beträchtlicher Theil des Zellenmaterials der ursprünglichen Anlage ist hiermit verbraucht, ein Rest nur ist davon zurückgeblieben und dieser hat inzwischen nach einer anderen Richtung hin Verwendung gefunden. Ursprünglich lag derselbe nur unter und hinter dem Darme, bald jedoch schieben sich seine Zellen nach vorn hin ebenfalls gegen ihn vor, umwachsen den Darm von beiden Seiten und bilden endlich einen förmlichen Zellenring um denselben. Das ursprüngliche Verhalten zeigen uns noch die Figg. 135 und 136 (*hp*), seitlich zu verschieben beginnen sie sich bereits in Fig. 137 (*hp*), wo sie bereits zwischen Nierenbläschen und Darm, sowie auf der entgegengesetzten Seite des letzteren aufzutreten beginnen. Ein ähnliches Stadium weist Fig. 138 auf, und in Fig. 139 endlich ist ein Zellenring um den Darm im Zusammenhange hergestellt (*hp*). Dieser Zellenring enthält in sich die Anlage von Herz und Perikard, sowie der Geschlechtsorgane, wie wir im Folgenden noch sehen werden. Er umschließt den Enddarm und wird seitlich von den ihm unmittelbar anliegenden Nierensäckchen begrenzt.

Hiermit hat sich die erste wichtige Sonderung dieses Anlagekomplexes vollzogen, an jedem der Sondertheile schreitet nun die Differenzirung weiter fort, die einzelnen Organe immer mehr ihrem speciellen Bau und ihrer specifischen Funktion zuführend.

Ehe wir uns aber diesen Erscheinungen zuwenden, wird es vortheilhaft sein, einen kurzen Blick rückwärts auf die Totalansichten zu werfen, welche auf Taf. V dargestellt sind, um die Anlagen, um die es sich hier handelt, in ihrem Zusammenhange mit dem übrigen Larvenkörper noch etwas schärfer zu charakterisiren. Auf Figg. 49 und 50 macht sich die noch undifferenzirte Anlage nur durch einen dunkleren Fleck hinter dem After bemerkbar, deutlicher tritt derselbe bereits in Fig. 51 (*hn*) hervor, und noch mehr in Fig. 52, wo die seitliche Verschiebung nach vorn bereits begonnen hat. In Fig. 53 endlich hat sich das Nierenbläschen (*n*) jederseits gesondert, nach hinten schließt sich an sie der noch undifferenzirte Rest an. Zugleich mit diesen Vorgängen hat sich der ganze Komplex aber auch den Darm entlang vom After weg dorsalwärts verschoben, wie es sich in Fig. 52 zuerst bemerkbar macht, stärker in Fig. 53 ausprägt und auf den folgenden Stadien noch mehr zunimmt. Doch ehe wir diese älteren Stadien verstehen können, müssen wir das Studium der Schnittserien weiter fortgesetzt haben, und dies soll in den drei folgenden Kapiteln geschehen.

Es ist äußerst interessant, dass ich gerade in einer der ältesten Untersuchungen über die Muschelentwicklung, in derjenigen Lovén's nämlich, die Existenz dieser Organanlage voll und ganz bestätigt sehe. Hier findet sich nämlich eine Angabe für die Larven von Cardium und Montacuta, wonach hinter dem Enddarme ein Lappen hervortritt, der später deutlich als rundlicher, heller Körper (*x*) an der gleichen Stelle liegt. Zwar blieb Lovén sein weiteres Schicksal völlig unbekannt, doch geht aus den außerordentlich klaren Abbildungen unzweifelhaft hervor, dass dieser helle Körper *x* völlig identisch mit dieser von mir soeben beschriebenen Anlage ist.

Ähnliche, zum Vergleiche heranzuziehende Angaben vermag ich im Übrigen in der Litteratur über die Muschelentwicklung nicht aufzufinden, auf die Litteratur über die Entwicklung der einzelnen Organe werde ich in den besonderen Kapiteln einzugehen haben. Dagegen sind von den übrigen Mollusken noch zwei Formen bekannt, welche ähnliche Verhältnisse aufweisen, sie wurden zuerst von mir bei Limax maximus klar gelegt, und dann auch von Tönniges bei Paludina aufgefunden. Betreffs der übrigen zweifelhaften Fälle verweise ich auf die Litteraturbesprechung an der betreffenden Stelle meiner »Entwicklung von Limax maximus«.

In dem Verhalten dieser drei Formen, einer Muschel also, eines Prosobranchiers und eines Pulmonaten, zeigt dieser durchaus einheitliche Entwicklungsgang aber nun doch einige Differenzen, die direkt auf die verschiedene Organisation der einzelnen Formen zurückzuführen sind. Es handelt sich um den Ort der Entstehung. Bei Dreissensia liegt derselbe dorsal vom Darme, bei Paludina scheint er auf der Ventralseite, also vor dem After zu liegen, und bei Limax liegt er asymmetrisch auf der rechten Seite. Diese Lage entspricht völlig der Ausbildung der fertigen Organe. Bei den Muscheln müssen wir als ursprüngliches Verhalten ein dorsal vom Darme gelegenes Herz annehmen (Nucula, Arca), welches sich erst später an beiden Seiten des Darmes hinabzog und schließlich von ihm durchbohrt wurde. Ganz denselben Weg schlägt die Ontogenie ein, die ursprüngliche Anlage liegt dorsal. Bei Paludina ist die ursprünglich in der Medianebene gelegene Anlage paarig geworden und hat außerdem die Verschiebung auf die Ventralseite erlitten. Die Verhältnisse liegen hier in Folge der Aufwindung des Eingeweidesackes weit komplicirter. Auf jüngeren Stadien sieht man jedenfalls das Perikard deutlich ventral unter dem Darme liegen, und diese Beziehung der beiden Organe bleibt auch später erhalten, wenn freilich in modificirter Form in Folge einseitigen Überwiegens der einen Hälfte. Bei Limax endlich ist die ganze Anlage unpaar, sie liegt völlig auf der rechten Seite, ganz entsprechend der asymmetrischen, nach rechts geneigten Lage des betreffenden Komplexes, dem sie den Ursprung giebt. Der Ort der Entstehung kann also bei einer Beurtheilung der allgemeinen Bedeutung dieser Vorgänge nur eine untergeordnete Rolle spielen, in so fern er sich stets den sekundär aufgetretenen Organverlagerungen in jedem einzelnen Falle aufs engste anschließt. Wir kommen später im Zusammenhange nochmals hierauf zurück.

9. Herz und Perikard.

Wir hatten diesen Zellenkomplex als einen um den Enddarm gelegenen Zellenring verlassen (Fig. 139 *hp*). Die nun folgenden Vorgänge der Differenzirung von Herz und Perikard bieten der Beobachtung außerordentlich große Schwierigkeiten dar, da es recht mühsam ist, mit Sicherheit die fraglichen Zellgruppen aus ihrer Umgebung loszulösen und rein zur Darstellung zu bringen. Auf den jüngeren Stadien sind es vor Allem die Zellenstränge des sich fast gleichzeitig ausbildenden Visceralganglions, welche verwirrend eingreifen und zuweilen jede sichere Beobachtung unmöglich machen, später kommen noch hinzu die Zellen des hinteren Schließmuskels und vor Allem des Fußretraktors, so dass das Ganze ein Gewirr sich kreuzender Zellenstränge bildet. Nur die genaueste Kenntnis der Topographie dieser Stelle, sowie die strengste Kritisirung jeder einzelnen Zelle vermag hier zum Ziele zu führen. Die Reihenfolge der eben angeführten Zellengruppen ist stets die folgende, wobei man die Figg. 54 und 56 auf Taf. V betrachten möge. Unmittelbar vor dem After liegt der hintere Schließmuskel (*hs*), es folgen sodann nach innen und oben Visceralganglion (*vg*) und Fußretraktor (*rf*). Zwischen Ganglion und Fußretraktor liegt die Niere (*n*), dieselbe erstreckt sich nach hinten bis über den Fußretraktor hin. An die Niere schließt sich nach innen unmittelbar das Perikard an, welches das Herz umhüllt, es liegt theilweise zwischen den Fasern des sich ausbildenden Fußretraktors, schiebt sich aber später ganz vor denselben (Fig. 58 *h*).

Ich habe mit dieser Schilderung etwas vorausgegriffen, aber im ausgebildeten Zustande ist die Topographie leichter zu verstehen als im Stadium der Entwicklung. Zum Theil haben wir die einzelnen Lageverschiebungen bereits im vorigen Kapitel erörtert, in Fig. 53 begannen die Nierenbläschen nach den beiden Seiten des Darmes hin zu wandern, unmittelbar dahinter lag die Herz-Perikardanlage, zunächst noch im Wesentlichen auf die hintere oder untere Seite des Darmes beschränkt. Das Stadium von Fig. 54 zeigt uns dagegen bereits ein durchaus anderes Verhalten. Die Niere (*n*) liegt zwar noch genau zu beiden Seiten des Darmes, die Herz- und Perikardanlage hat sich dagegen vorgeschoben und umgiebt ringförmig den Darm (*hp*), wodurch wir nunmehr die Beziehungen zu den älteren Stadien gewonnen haben. So viel musste ich über den Ort vorausschicken, an dem sich die im Folgenden zu schildernden Vorgänge abspielen.

Wir gehen wieder aus von dem Zellenring von Fig. 139 (*hp*). Eine derartige regelmäßige Lagerung ist nicht sehr häufig anzutreffen, meist ist die Anordnung eine weit lockerere und beginnt bald eine mehrschichtige Zellenlagerung aufzuweisen. Diese zunächst scheinbar ganz ungeordnete Regellosigkeit geht allmählich in ein nach Form und Umfang bestimmteres Gebilde über, wir vermögen bald zwei Schichten zu unterscheiden, die nunmehr in doppeltem Ringe den Enddarm umgeben, oben und unten dichter demselben anliegend nach den beiden Seiten hin in einen längeren Zipfel sich ausziehend. Diese beiden Zellschichten stellen nichts Anderes dar als Perikard und

Herz, ersteres aus der äußeren Schicht, letzteres aus der inneren bestehend. Freilich spielt sich dieser Vorgang nicht in dieser schematischen, eben geschilderten Weise ab, sondern langsam und durch scheinbar völlig unregelmäßig gestaltete Zwischenstufen hindurch wird das Endziel erreicht. Erhöht wird diese scheinbare Unregelmäßigkeit noch durch die Zartheit des ganzen Gebildes, die Kerne liegen bei der starken Ausdehnung der zarten Gewebshäutchen so sehr zerstreut, dass nur in seltenen Fällen auf den ca. 4 μ dicken Schnitten genügend viel Kerne für sämmtliche vier Schichten getroffen sind. Wir müssen diese Vorgänge nunmehr im Einzelnen an der Hand von Figuren etwas genauer verfolgen.

Die Stelle des einfachen Zellenringes von Fig. 139 (*hp*) sehen wir auf den Figg. 140 und 141 von einer mehr unregelmäßigen Zellenmasse (*hp*) eingenommen, die durchaus nicht mehr streng die Einschichtigkeit wahrt. Eine deutliche Spaltung in zwei Schichten jedoch bemerken wir zum ersten Male auf Fig. 142, in der oberen Hälfte hebt sich eine äußere Schicht (*p*) klar von einer unteren (*h*) ab. So regelmäßige Bilder der Spaltung treten nur selten auf, doch scheint der Process sich ziemlich gleichmäßig im Bezirke der ganzen Anlage abzuspielen, ein Stadium unmittelbar nach der Spaltung stellt z. B. Fig. 143 dar, wo wenigstens die eine Seite deutlich die vier Schichten erkennen lässt. In Figg. 144 und 145 sind diese vier Schichten mit zunehmender Deutlichkeit zu unterscheiden, vier Zellenstränge ziehen langgestreckt von der einen Seite zur anderen, den Darm umschließend. Die beiden äußeren stellen das Perikard dar, die beiden inneren das Herz. Zwischen dem Stadium von Fig. 143 und den folgenden haben sich ferner die bedeutsamen Verschiebungen vollzogen, welche zwischen den Stadien von Figg. 53—56 liegen. Denn während bisher auf den Frontalschnitten (bis Fig. 143) stets die Niere wenigstens mit ihren Endzipfeln noch seitlich von der Herzanlage getroffen wurde, ist dieselbe jetzt völlig von denselben verschwunden. Herz und Perikard ist weiter dorsalwärts gerückt und kommt so nahe an den innersten Zipfel der hinteren Fußfalte zu liegen, welche demgemäß auf den Schnitten von Figg. 144—147 deutlich zu erkennen ist (*hff*) (vgl. hierzu Fig. 56 auf Taf. V).

Die Zellenstränge von Herz und Perikard gewinnen nun in der Folgezeit einen immer festeren Zusammenhang, der Herzschlauch (*h*) umgiebt den Darm als ein weiter Schlauch und wird seinerseits von dem noch weiter ausgedehnten Perikard (*p*) umschlossen (Fig. 146). Auf letzterer Figur machen sich zudem auch bereits die ersten

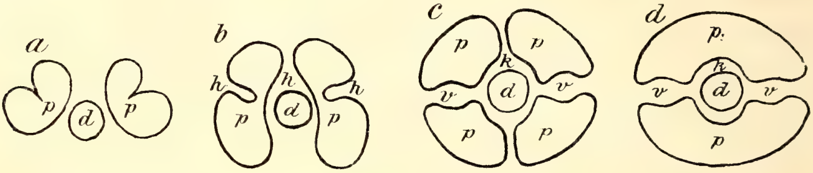
Andeutungen einer Differenzirung in Kammer und Vorhöfe bemerkbar. Die Kammer bildet den erweiterten Theil um den Darm, die Vorhöfe sind zunächst nur durch eine leichte Einziehung jederseits zu erkennen, und dieses Verhalten erhält sich noch längere Zeit. Wenigstens treffen wir ganz dieselbe Erscheinung auch noch auf dem weit älteren Stadium von Fig. 147, welcher Schnitt einer bereits festgehefteten jungen Muschel angehört, wo die meisten Organe schon fertig angelegt sind. Das Perikard (*p*) ist mächtig ausgedehnt, nur wenige Zellkerne nebst einer dünnen Membran deuten seine Umgrenzung an, und eben so diejenige des Herzens, wenn auch hier die Zellen stellenweise dichter gedrängt erscheinen, wohl weil die Vorhöfe sich gerade in theilweiser Systole befinden. Völlig klar geschieden jedoch sind Kammer und Vorhöfe erst auf dem letzten hier zu betrachtenden Stadium, in Fig. 167 auf Taf. XIII, und zwar durch Ausbildung der Herzklappen. Die Herz- wie Perikardialwand sind bedeutend mächtiger geworden, namentlich stellt erstere jetzt eine mehrschichtige Zellenlage dar, deren innere Elemente sich zu fibrillären Muskelfasern umzubilden scheinen. Zwischen Kammer und Vorhöfen jedoch ist die Wandung wulstförmig nach innen vorgedrängt, und dieser nach innen gerichtete Wulst umschließt mit seinen freien Rändern eine Öffnung, die bei einer Systole der Kammer geschlossen werden muss, bei einer Diastole jedoch unter gleichzeitiger Systole der Vorhöfe dem Blut freien Durchlass aus dem Vorhof in die Kammer gewährt.

Um die Entwicklung dieses Organkomplexes völlig abzuschließen, muss ich endlich noch der Perikardialdrüsenzellen Erwähnung thun. Dieselben liegen bei Dreissensia einmal an den Vorhöfen, und dann vor Allem in sehr mächtiger Entwicklung im vorderen Theile des Perikards (Grobben). Sie entwickeln sich erst ziemlich spät, und zwar direkt aus Zellen, die in der Wandung von Vorhof und Perikard liegen. Diese Zellen schwellen mächtig an, nehmen sehr intensiv Farbstoffe, wie Eosin z. B., auf und fallen sofort durch ihre abgerundete Form auf (Figg. 161, 162, 164 *pdz*).

Überschauen wir nochmals den ganzen bisher zurückgelegten Weg von einem einfachen Zellenring um den Enddarm bis zu dem hoch komplicirten Organkomplex von Fig. 167, so fällt uns namentlich auf den jüngeren Stadien von Figg. 139—146 der allmähliche Übergang des unfertigen in den fertigen Zustand auf. Kaum ist eine Grenze auf irgend einem Stadium zu ziehen, es ist sehr schwierig zu sagen, wo die Differenzirung völlig vollendet ist, in kontinuirlichem Flusse gleitet der eine Zustand in den anderen über.

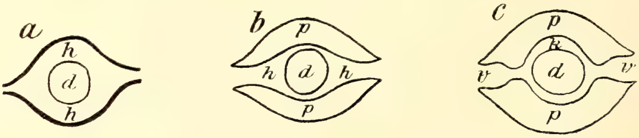
Ehe ich dieses Kapitel abschließe, muss ich noch auf ein besonderes Gebilde aufmerksam machen, welches, wie ich offen gestehe, mir außerordentliche Schwierigkeiten bereitet hat, und über welches ich nicht völlig ins Klare gekommen bin. Schon auf jungen Stadien, wenn das Nierenbläschen sich gerade ausgebildet hat, und Herz und Perikard sich zu sondern beginnen, sieht man zuweilen nach außen von beiden Anlagen bläschenartige Gebilde liegen, die unwillkürlich zunächst an die bisher öfter beschriebenen Perikardialbläschen denken lassen. In ihrer vollendetsten Ausbildung sind sie auf dem Stadium von Fig. 142 (*x*) zu sehen, wo sie nach innen dicht dem Nierenbläschen anliegen. Was ich mit aller Sicherheit glaube von ihnen behaupten zu dürfen, ist das, dass sie mit Niere, Herz und Perikard unter keinen Umständen etwas zu thun haben können. Denn ganz abgesehen davon, dass die wirkliche Anlage dieser Komplexe in den meisten Fällen scharf von ihnen zu scheiden ist, ist ihr Auftreten kein konstantes, wobei diese Inkonstanz so weit gehen kann, dass es auf der einen Seite sehr wohl ausgebildet ist, auf der anderen dagegen völlig fehlt. Ferner, und dies ist ein noch weit wichtigeres Moment, stehen die fraglichen Gebilde in direkter Kommunikation mit den Lakunenräumen des Körpers. Gewöhnlich ist nämlich ihre innere Wand etwas verdickt, die äußere dagegen sehr dünnhäutig, und letztere ist es, die sich weit in die unter dem Schalenepithel gelegenen Lakunenräume öffnet. Auch die in Fig. 146 (*x*) dargestellten Bläschen öffnen sich einige Schnitte weiter in derartige Räume. Irgend eine Beziehung zu Niere oder Perikard erscheint allein durch dieses Verhalten schon als hinfällig erwiesen, dagegen giebt eben diese Erscheinung vielleicht zugleich einen Fingerzeig für die eigentliche Bedeutung dieser Bläschen. Ich halte sie für Blutgefäßanlagen, speciell der Kiemengefäße, da eben die Lakunenräume, mit welchen sie kommuniciren, direkt zu den Kiemen verlaufen. Vielleicht kommt ihnen auf jüngeren Stadien noch eine Art pulsatorischer Thätigkeit zu, wenn auch direkt daraufhin am lebenden Objekte angestellte Untersuchungen keine Stütze für diese Annahme lieferten. Jedenfalls brauchen sie später, ganz im Einklange mit ihrer Lage, nur in den nach innen an sie grenzenden Herzschlauch sich zu öffnen (vgl. Fig. 142), um sofort den Zusammenhang der Blutgefäßbahnen zwischen Herz und Kiemen herzustellen.

Ich bin hier so ausführlich auf diese Details eingegangen, um eine sicherere Grundlage zur Beurtheilung der Befunde ZIEGLER's an Cyclas zu gewinnen. ZIEGLER glaubt nämlich, Herz und Perikard bei Cyclas aus zwei symmetrisch gelegenen Bläschen ableiten zu müssen, die dem Mesoderm ihren Ursprung verdanken. Dieselben verlängern sich zunächst, erfahren in der Mitte eine Einschnürung und verwachsen dorsal wie ventral vom Darme in der Medianebene. Aus dem sich einstülpenden Theile geht Kammer und Vorhof hervor, aus den übrigen Theilen das Perikard. Die Schemata von Texfig. 5 *a*—*d* erläutern diesen Vorgang, wie er sich nach Ziegler's



Textfig. 5 *a*—*d*.
Schema der Herz- und Perikardentwicklung von Cyclas nach Ziegler. Modificirt nach Korschelt-Heider. Erklärung der Buchstaben siehe hinten in der allgemeinen Figurenerklärung.

Beschreibung abspielen würde. Ich muss hier erwähnen, dass bei der Darstellung, die in Korschelt-Heider's Lehrbuch von diesen Verhältnissen gegeben wurde, in Folge einer missverständlichen Deutung eine Zellenschicht als Peritonealepithel eingezeichnet ist, welches in Wirklichkeit nicht vorhanden ist, sondern das Herzinnere ist in unmittelbarer Berührung mit der Darmwandung. Die obige Serie von Textfig. 5 giebt die Verhältnisse wohl richtiger an, wie sie auch bereits in Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie dargestellt wurden. Eine zweite Reihe von Schematen (Texfig. 6 *a*—*c*) zeigt dagegen nun



Textfig. 6 *a*—*c*.
Schema der Herz- und Perikardentwicklung von Dreissensia nach meiner Darstellung. Erklärung der Buchstaben siehe hinten.

meine Darstellung von Dreissensia, sie ist weit einfacher, die Spaltung eines nach zwei Seiten hin offenen Ringes genügt, um den gleichen komplicirten Organkomplex hervorzubringen. Eine weitere Diskussion dieser beiden Schemata ist nach allem bisher Gesagten wohl überflüssig, hervorheben muss ich nur nochmals, dass ich trotz der größten Sorgfalt und trotzdem mir viele Hunderte von Serien zur Verfügung standen, keine Spur der Vorgänge, wie sie sich bei Cyclas abspielen, bei Dreissensia aufzufinden vermochte, die Grundlage des ganzen Komplexes bilden nicht zwei seitlich gelegene Bläschen, sondern ein einfacher Zellenring um den Enddarm. Natürlich kann ich damit nicht direkt ZIEGLER's Befunde widerlegen, wenn es auch sehr wünschenswerth wäre, dass diese so schwer zu beobachtenden Vorgänge durch mehr Übergänge gestützt wären. Namentlich erscheint mir der Übergang der frühesten Perikardialbläschenanlage zu den späteren Stadien etwas unsicherer Natur und fast nicht weniger die Ausbildung der Herzeinstülpung, also gerade die wichtigsten Punkte, auf die es hier ankommen muss.

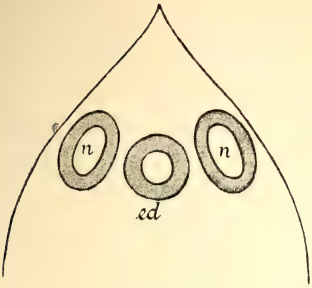
Die Angaben der älteren Autoren über diese Verhältnisse bei Cyclas sind kaum zu verwerthen. STEPANOFF's Angabe ließe sich wohl mit der meinigen in Einklang bringen, er schildert die erste Anlage des Herzens als einen Zellhaufen, der den Darmkanal umgiebt. GANIN dagegen lässt das Herz aus einer soliden Verdickung der Rückenseite des Perikardialbläschens entstehen. RAY LANKESTER endlich nimmt als Herz- oder Perikardialanlage bei Pisidium ein kleines unter den Umbonen auftretendes Bläschen in Anspruch.

Nur wenig mehr wissen wir über die Entwicklung des Herzens bei den Unioniden. Nach F. SCHMIDT tritt hier das Herz am Ende der parasitischen Larvenperiode, also erst sehr spät, als ein um den Enddarm liegendes Bläschen auf. Höchst eigenthümlich ist die Schilderung, welche SCHIERHOLZ von diesen Verhältnissen entwirft. Er spricht zunächst von einem Perikardialraum, der hufeisenförmig den oberen Abschnitt des Enddarmes umgiebt, und dessen seitliche Ausläufer nach hinten bis zur hintersten Kiemenpapille verlaufen, um hier zu enden. Das Herz soll unabhängig davon als ein den Enddarm umgebender Zellenkranz entstehen. Es ist kaum möglich, sich aus der Darstellung von SCHIERHOLZ eine Vorstellung zu machen, wie wohl Herz und Perikard ihre spätere definitive Lagerung erhalten, sollte nicht der »Herzstrang« auch hier noch die Elemente des Perikards enthalten? Vorausgesetzt ist dabei freilich, dass das als Entwicklungsstadium aufgefasste Stadium nicht schon einen fertig ausgebildeten Zustand darstellt, was immerhin ebenfalls möglich wäre. Und könnte der »Perikardialraum«, der doch kaum in Wirklichkeit demselben entspricht, da er ja direkt in die Kiemenpapillen hineinzieht, nicht mit den von mir oben als Gefäßanlagen gedeuteten Bläschen identisch sein? Alle diese Fragen können nur durch eine erneute, eingehende Untersuchung gelöst werden.

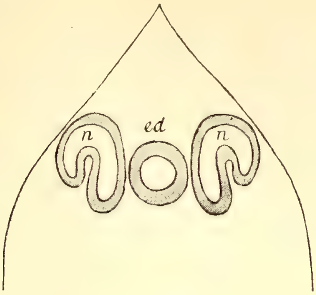
Auf die diesbezüglichen Verhältnisse bei den übrigen Mollusken brauche ich hier nicht weiter einzugehen, da ich eine ausführliche Diskussion derselben bereits in meiner Limax-Entwicklung gegeben habe. Hervorheben will ich hier nur nochmals den Gegensatz, in welchem Paludina (v. Erlanger, Tönniges) in der Herz-Perikardialentwicklung auch gegenüber Dreissensia steht, und die Übereinstimmung, welche diese letztere mit Limax maximus zeigt, wo ebenfalls das Perikard aus einer Spaltung des zuerst auftretenden Herzschlauches entsteht, mögen auch im Einzelnen manche Verschiedenheiten bei so weit entfernten Formen auftreten.

10. Niere.

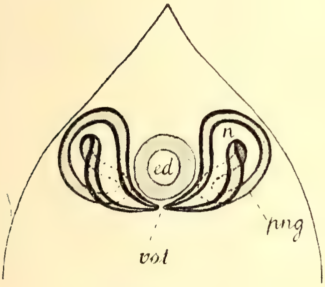
Schon wiederholt wurde im Vorhergehenden die Entwicklung der Niere berührt, ihre erste Differenzirung haben wir bereits genau kennen gelernt und bis zur Ausbildung eines jederseits vom Enddarm gelegenen Bläschens verfolgt (Fig. 141 *n*, Textfig. 7). Die weiteren Entwicklungsvorgänge sind nun recht komplicirter Natur, ihr Verständnis habe ich durch eine Reihe von Schemata zu erleichtern versucht (Textfigg. 7—12). Zunächst streckt sich das Bläschen etwas in die Länge und beginnt sich dabei gleichzeig zu krümmen, derart, dass deutlich ein äußerer und ein innerer Schenkel zu unterscheiden sind (Textfig. 8, Fig. 149, Taf. XII). Diese Krümmung verschärft sich immer mehr unter gleichzeitigem beträchtlichem Längenwachsthum des nunmehr schlauchförmigen Gebildes (Fig. 150 *n* auf Taf. XII), an dessen beiden Enden sich nun im Wesentlichen die folgenden Veränderungen abspielen. Der ursprünglich äußere Schenkel beginnt sich nach innen gegen die Mittellinie hin über den anderen hinwegzuschieben (Textfig. 9 *png*), der innere Schenkel dagegen wächst unter starker Abflachung des Epithels an seinem äußersten Zipfel gegen die Mittellinie hin, um sich ventral vom Darme mit dem entsprechenden Theile der anderen Seite zu vereinigen (Texfigg. 9, 10). Die einzelnen Phasen dieses Vorganges zeigen uns die Figg. 151 auf Taf. XII und 148 auf Taf. XI. In ersterer Figur sind die beiden zur Vereinigung strebenden Zipfel (*vst*) noch weiter von einander entfernt, ihre Wachsthumsrichtung gegen den Enddarm hin ist jedoch bereits deutlich ausgeprägt, und in Fig. 148 hat sich die Vereinigung bei *vst* völlig vollzogen. Dieser Schnitt entspricht mithin etwa dem vorderen Theile des in Textfig. 10 dargestellten Stadiums. Inzwischen ist auch der hintere oder äußere Schenkel in seiner Entwicklung nicht zurückgeblieben, die Verschiebung nach der Medianlinie machte plötzlich Halt und das vordere Ende drängte direkt nach vorn, so



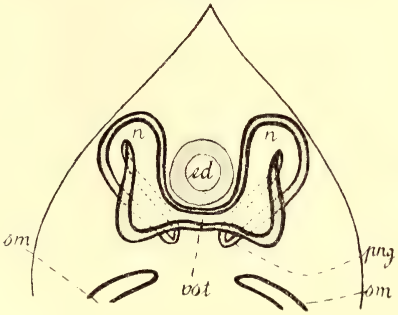
Textfig. 7.



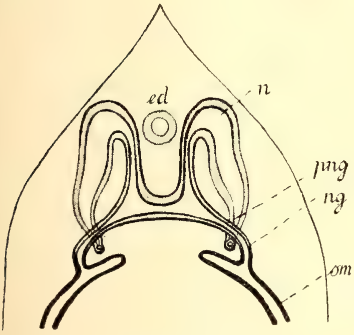
Textfig. 8.



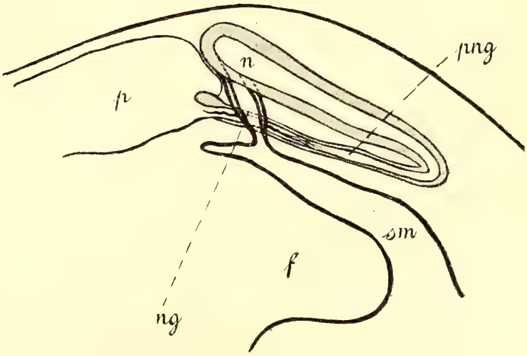
Textfig. 9.



Textfig. 10.



Textfig. 11.



Textfig. 12.

Fig. 7—11. Schematische Darstellung der Nierenentwicklung von Dreissensia in auf einander folgenden Stadien. Erklärung im Texte.

Fig. 12. Schematische Darstellung der ausgebildeten Niere von Dreissensia. Seitenansicht von Textfigur 11. Erklärung der Buchstaben siehe hinten in der allgemeinen Figurenerklärung, eben so wie für die vorhergehenden Figuren.

dass es ventralwärts zu beiden Seiten der eben erwähnten Vereinigungsstelle hervortritt (*png*). Diese beiden Zipfel stoßen direkt an die hintere Wand des Perikards, welches ja unmittelbar vor der Niere gelegen ist, sie öffnen sich in dasselbe und stellen somit die Verbindung von Perikard und Niere her. Hand in Hand mit diesen Veränderungen vollzogen sich andere wiederum an der Vereinigungsstelle beider Nieren, die zur Bildung des Nierenausführganges führen. Dieselben sind in einem Zwischenstadium auf Fig. 154 dargestellt. Die äußeren Partien der breiten Querverbindung beider Nierenhälften beginnen sich zipfelförmig auszuziehen, dicht an den ventralwärts gelegenen Perikardialnierengang (*png*) angeschmiegt. Diese zunächst nach außen gerichteten Zipfel wenden sich bald direkt ventralwärts und stoßen nun auf die seitlichen Mantelfalten, mit denen sie alsbald unter Bildung der äußeren Nierenöffnung verschmelzen. Zwar geschieht dies nicht direkt, sondern unter Vermittelung einer kleinen Einstülpung, welche die Mantelfalte dem Nierenzipfel jederseits entgegensendet, aber immerhin ist diese Betheiligung des Körperepithels an der Bildung des Nierenausführganges nur eine geringe. In Fig. 155 tritt dies sehr deutlich hervor, der Nierenausführgang (*ng*) ist zu seinem weitaus größten Theile noch aus den typischen, vacuolenreichen Elementen des Nierenepithels zusammengesetzt und nur sein alleräußerstes Ende weist bedeutend dunkler gefärbte, dicht gedrängte Zellkerne auf, deren Ähnlichkeit mit dem Mantelepithel unverkennbar ist. Von weiteren inzwischen vollzogenen Veränderungen ist zunächst zu erwähnen, dass sich der ganze mittlere Theil des Nierenschlauches sehr mächtig ausgedehnt hat, namentlich in der Richtung nach hinten, dass ferner der Perikardialnierengang in seinem Inneren eine mächtige Wimperflamme entwickelt hat, die auf den Querschnitten als feine Streifung innerhalb des engen Ganges hervortritt (Figg. 154, 155 *png*), auf den Längsschnitten dagegen deutlich die langen Cilien unterscheiden lässt. An der Einmündungsstelle in das Perikard liegt stets am oberen Ende des Ganges eine sehr große, vacuolenreiche Zelle mit mächtigem Kerne, welche in die Pericardhöhle vorragt (Fig. 156, 157 *ne*), und diese Bildung verleiht der betreffenden Stelle ein sehr charakteristisches Ansehen, sie erinnert unwillkürlich an die freie Trichteröffnung der Nephridien mancher Anneliden und bildet wohl einen stärkeren Ansatzpunkt der Cilien. Hiermit sind alle Theile der Niere fertig ausgebildet. Sie ähnelt in ihrem Bau recht bedeutend der Beschreibung Rankin's von Anodonta cygnea. Der Ausführgang (*ng*) führt zunächst schräg nach vorn und innen (vgl. hierzu wie dem Folgenden die Textfigg. 11 und 12), und spaltet sich sodann schon im Bereiche des sekretorischen Nierenepithels, indem ein breiter Ast sich mit der gegenüberliegenden Seite verbindet und ein zweiter direkt dorsalwärts zieht, um hier in die eigentliche stark erweiterte Niere überzugehen (Fig. 155). Dieser weite Nierensack zieht nun nach hinten bis in die Gegend des Visceralganglions und hinteren Schließmuskels (Fig. 58, 59 *n*), biegt scharf um und zieht, sich sehr stark verengend, wieder in umgekehrter Richtung nach vorn. Den Unterschied des Umfangs beider Schenkel im hinteren Drittel zeigt sehr klar ein Querschnitt (Fig. 153), der Querdurchmesser des stark vacuolisirten Nierensackes (*n*) übertrifft sehr bedeutend den engen Perikardialnierengang (*png*). Dieser selbst zieht also wieder weit nach vorn, ventral unter der Verbindungsbrücke beider Nierensäcke hindurch und mündet endlich als am weitesten nach vorn vorgeschobener Theil der Niere in das Perikard.

Was den histologischen Bau der Niere betrifft, so habe ich kaum dem Gesagten noch etwas hinzuzufügen, die Hauptmasse des ganzen Organs wird von dem blassen, stark vacuolisirten Nierenepithel mit einzelnen, zerstreut liegenden Kernen eingenommen (Figg. 154, 155), wir vermissen dasselbe nur an einer ganz kurzen Strecke bei der Ausmündung in die Mantelhöhle und an dem Perikardialnierengang. Letzterer besitzt ein einfaches kubisches Epithel, und in seinem Inneren eine mächtige Wimperflamme. Er endet mit der bereits erwähnten großen Endzelle.

Während Lovén an seinen Muschellarven nur das Auftreten des Nierenbläschens mit seinem Ausführgang zu konstatiren vermochte ohne nähere Angaben über die Art seiner Entstehung, und Hatschek die Nierenanlage bei Teredo überhaupt nicht aufzufinden vermochte, giebt Ziegler eine genauere Beschreibung dieser Verhältnisse bei Cyclas. Er leitet die Nieren aus Mesodermzellen ab, die sich hinter dem »Perikardialbläschen« zu einem Kanale anordnen, der später mit dem Ektoderm einerseits und dem Perikard andererseits in Verbindung tritt. Leider kann ich auch hier, ganz wie bei der Perikardentwicklung, einige Zweifel nicht unterdrücken, ob dem beobachteten jüngsten Stadium des Mesodermhaufens nicht noch andere vorausgehen, die erste Differenzirung also seiner Beobachtung entgangen sei. Die weitere Ausbildung der Niere weicht natürlich in mancherlei Punkten von derjenigen der Dreissensia ab, wie es der verschiedene Bau der betreffenden Organe nicht anders erwarten lässt.

Ältere Autoren, wie Ganin und Ray Lankester, leiten die Niere bei Cyclas und Pisidium aus einer Einstülpung oder einer Wucherung des Ektoderms ab, doch ist es unmöglich, diese Angaben hier mit besonderem Vortheile zu verwerthen, da Verwechslungen mit anderen Organanlagen (Ganglien) sehr leicht untergelaufen sein können.

F. Schmidt endlich glaubt bei Unioniden die Niere aus mesodermalen Zellgruppen in der hinteren Körperregion ableiten zu müssen. Sie ordnen sich jederseits zu Bläschen an, die bald zu kurzen Schläuchen auswachsen. Noch unbestimmter sind die Angaben von Schierholz über denselben Gegenstand, er leitet die Niere ebenfalls vom Mesoderm ab.

Die übrige Molluskenlitteratur betreffs der Nierenentwicklung brauche ich hier nicht weiter zu diskutiren, da ich dieselbe einmal in meiner Limax-Entwicklung bereits eingehend besprochen habe, und dann die späteren Entwicklungsstadien, auf die es hier allein noch ankommt, kaum noch viele Vergleichspunkte darbieten; dazu machen sich die speciellen Organisationsverhältnisse der einzelnen Gruppen im Gange der Entwicklung bereits allzu sehr bemerkbar.

11. Genitalorgane.

Ein letzter Organkomplex endlich bleibt uns noch zu betrachten übrig, die Genitalorgane. Auffallenderweise und im Gegensatze zu manchen anderen Thiergruppen differenziren sich dieselben erst auf sehr späten Stadien, nachdem die Muschellarve schon längst zur festsitzenden Lebensweise übergegangen ist. Zurückzuleiten sind dagegen ihre Elemente bis zu dem vom Ektoderm sich loslösenden Zellenhäufchen, von dem wir bereits erfuhren, dass es Perikard, Herz und Niere ihren Ursprung gab, und in dem nun also auch noch die Genitalanlage enthalten ist. Eigenthümlich dabei ist nur, dass ein so langer Zeitraum dazwischen liegt, bis die sichtbare Differenzirung vor sich geht, und dazu noch aus Zellelementen, die scheinbar schon einer speciellen Funktion sich angepasst haben, nämlich aus Perikardzellen. Vor dem Beginn der eigentlichen Differenzirung nämlich ist an der Perikardwandung nicht im geringsten irgend eine Verschiedenheit innerhalb der sie zusammensetzenden Zellen zu erkennen, plötzlich auf einem ganz scharf bestimmten Altersstadium an einer ganz bestimmten Stelle ändern einige Zellen ihr Aussehen, die länglich gestalteten, kleinen Kerne, wie sie für die Perikardzellen typisch sind, nehmen an Umfang zu, ihr gleichmäßig vertheiltes Chromatin zieht sich hauptsächlich an die Wandung des Zellkernes zurück, ein mächtiger Nucleolus tritt im Inneren auf, Habitus und Aussehen der Kerne ist hierdurch total verändert. Diesen so eben geschilderten Process stellen uns die Figg. 158—160 auf Taf. XII dar. In Fig. 158 sehen wir in der Perikardwand (*pw*) an einer bestimmten Stelle, die ich sogleich noch schärfer fixiren werde, einzelne

Zellkerne (*gz*) sich vor den übrigen durch eine hellere Struktur und eine, wenn auch geringe Größenzunahme auszeichnen. Auf dem sich unmittelbar anschließenden Stadium von Fig. 159 (*gz*) ist dieses Verhalten noch weit stärker ausgeprägt und eben so auf Fig. 160, wo auch die inzwischen mächtig entwickelten Nucleolen deutlich hervortreten.

Doch ehe wir weiter gehen, müssen wir etwas genauer den Ort dieser Anlage uns betrachten. Wie schon erwähnt, ist dieser Ort außerordentlich genau festgelegt, er findet sich im hinteren, ventralen Theile der Perikardwand, in einem mittleren Streifen derselben, der zwischen den beiden Perikardialnierengängen gelegen ist (vgl. Figg. 158 und 159 auf Taf. XII). Im Verhältnis zur Niere liegt die Anlage genau da, wo die Perikardwand von vorn kommend nach oben umbiegt, um sich an die unmittelbar dahinter gelegene Verbindungsstelle beider Nieren anzulegen (Figg. 165, 166 auf Taf. XIII *pw* und *gz*). Es ist desshalb auch stets auf den Schnitten, welche die Genitalanlage darstellen, unmittelbar über der Perikardwand der äußerste vorderste Zipfel der Vereinigungsstelle beider Nieren getroffen (Figg. 158—160 *n*). Eine weitere Erläuterung für die Lagebeziehung dieser einzelnen Komplexe unter einander giebt uns Fig. 59 auf Taf. V, wo wir das Genitalhäufchen (*gz*) deutlich als kleines Knötchen an der Ventralseite des Perikards und vor der Niere gelegen antreffen. Äußerst interessant ist, dass dies genau die Stelle ist, wo bei den primitiven Muscheln die Geschlechtsprodukte in das Perikard gelangen, nämlich an der Mündung des Renoperikardialganges. Hier behält die Genitalanlage freilich diese Lage nicht bei, sondern beginnt später etwas weiter nach vorn zu rücken, unter gleichzeitiger Loslösung vom Perikard. Diese Loslösung erfolgt sehr früh, die ersten Andeutungen derselben treten in Fig. 160 auf Taf. XII hervor, wo einzelne Zellen (*gz*) sich bereits weit über die Perikardwandung vorgebuchtet haben. Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium der Loslösung giebt uns Fig. 161, wo nur die eine Hälfte noch in innigem Zusammenhange mit dem Perikard steht, und auf Fig. 162 endlich ist die Genitalanlage (*gz*) völlig frei geworden, sie liegt als ein kleiner, länglicher Zellenstreifen ventral vom Perikard. Noch deutlicher zeigt die völlige Loslösung vom Perikard der Querschnitt der Genitalanlage von einem etwas älteren Stadium (Fig. 166 *gz*). Nun tritt auch eine sehr rege Kernvermehrung innerhalb der Anlage selbst auf, dieselbe wächst schnell zu einem mächtigen Zellhaufen heran (Figg. 163, 164, 167 *gz*), der zweierlei Elemente in sich enthält, einmal die eigentlichen

Genitalzellen von dem bereits oben beschriebenen Bau, und dann die Follikelzellen, welche sich in nichts von den übrigen Körperzellen unterscheiden. Während betreffs der Entstehung der Genitalzellen kein Zweifel dagegen erhoben werden kann, dass sie alle der Perikardwand entstammen, so ist diese Frage in Hinsicht auf die Follikelzellen nicht ohne Weiteres mit Sicherheit zu lösen. Zwar glaube ich nach alle dem, was ich von diesen Stadien gesehen habe, dass sie ebenfalls gleichzeitig mit den eigentlichen Genitalzellen sich vom Perikard loslösen, wie es uns zweifelsohne für einige derselben Figg. 161 und 162 zeigen. Doch darf ich andererseits nicht verschweigen, dass die Möglichkeit eines Zutritts von Mesenchymzellen im Hinblick auf Stadien, wie Fig. 160 beispielsweise eines darstellt, nicht direkt von der Hand zu weisen ist. Immerhin sehr stark kann diese Betheiligung unter keinen Umständen sein, denn die Zahl der hier zerstreut umherliegenden Mesenchymzellen ist eine so geringe, dass eine regere Antheilnahme an diesen Vorgängen sich dem Auge nicht entziehen könnte, namentlich in Rücksicht auf die rege Vermehrung der Elemente innerhalb des Genitalhäufchens selbst.

Die ältesten Stadien, bis zu welchen ich die Genitalanlage verfolgt habe, werden durch die Figg. 164, 166, 167 auf Taf. XIII dargestellt, auf Fig. 164 im Längsdurchmesser der ganzen Anlage, auf Fig. 166 im Querschnitte. Die Anfangs ziemlich genau nur in der Medianebene gelegene Genitalplatte (Fig. 164 *gz*), beginnt sich bald nach den beiden Seiten und zugleich in der Richtung nach vorn hin auszudehnen. Sie tritt auf diese Weise schließlich sehr nahe bis an die Mantelfalten heran, die sie in Fig. 167 fast berührt. Dieses Auseinanderweichen nach beiden Seiten hat eine Spaltung der ursprünglich durchaus unpaaren Platte zur Folge, und statt derselben liegen nun zwei getrennte Genitalhaufen zu beiden Seiten der Muschel. Auf dem Stadium von Fig. 167 ist diese Trennung nahezu erfolgt, da (auf einem anderen Schnitte) nur noch eine ganz schmale Verbindungsbrücke zu konstastiren ist, auf etwas älteren Stadien jedoch ist die Trennung in zwei Hälften völlig vollzogen.

Ob und wie weit ein besonderer Ausführgang von Seiten der beiden Mantelfalten als Einstülpung derselben noch geliefert wird, vermag ich nicht zu sagen, da auf den ältesten von mir untersuchten Stadien noch nichts von einem solchen mit Sicherheit festzustellen war. Sehr groß und umfangreich kann derselbe jedoch unter keinen Umständen sein, wie ja die Geschlechtsausführgänge überhaupt bei vielen Muscheln von recht untergeordneter Bedeutung sind, ganz im Gegensatze zu den Gastropoden, wo sie eine so bedeutsame Rolle spielen. Von Xylotrya fimbriata wird eine kleine Ektodermeinstülpung an der Genitalpapille angegeben, während der größere Theil des Geschlechtsganges von der Genitalanlage selbst geliefert wird, und diese Angaben lassen sich völlig mit dem vereinigen, was ich bei Dreissensia gesehen habe.

Für die wenigen bisher auf ihre Genitalanlage untersuchten Muscheln finden wir stets eine Ableitung derselben aus dem Mesoderm. Aus Mesodermzellen entstehen die Genitalorgane bei Xylotrya fimbriata nach SIGERFOOS, aus den Mesodermstreifen differenziren sie sich bei Cyclas nach ZIEGLER. Eingehender sind nur die Untersuchungen ZIEGLER's. Die Genitalzellen ziehen auf älteren Stadien als ein Zellenstrang quer von einer Seite des Körpers zur anderen, unmittelbar unter dem Perikard, wodurch die Ähnlichkeit der betreffenden Stadien von Cyclas mit denen von Dreissensia sehr stark hervortritt. Auf den jüngeren Stadien gehen unsere Befunde dagegen weit aus einander, ZIEGLER leitet die Genitalzellen direkt aus zerstreut liegenden Zellen seiner Mesodermstreifen ab, wogegen ich nur bemerken kann, dass mir der Abstand zwischen diesen Stadien und den nächstfolgenden, wo bereits der Genitalstrang ausgebildet ist, ein zu großer zu sein scheint, als dass sich nicht ein Irrthum in ihre Deutung hätte einschleichen können, so dass die Möglichkeit einer anderen Ableitung immerhin auch für Cyclas noch offen steht.

Und in dieser Annahme werde ich noch bestärkt durch die Übereinstimmung, welche in dieser Frage ein Prosobranchier (Paludina) mit Dreissensia zeigt. Nach v. ERLANGER — und diese Beobachtungen wurden von TÖNNIGES in einer vorläufigen Mittheilung bestätigt — tritt die Genitaldrüse hier als eine Einstülpung des Perikards auf, die sich zu einem Bläschen abschnürt und mit einem umfangreichen, aus einer Einstülpung der Mantelhöhle hervorgegangenen Ausführgang vereinigt, wobei sie jedoch selbst auch noch ein kurzes Stück der Leitungswege zu bilden scheint. Die weiteren Differenzirungen interessiren uns hier nicht, sie stehen in engem Zusammenhange mit den besonderen Organisationsverhältnissen der Prosobranchier überhaupt, so vor Allem mit dem unpaaren, einseitigen Auftreten der Keimdrüse und den komplicirten Leitungswegen. Nochmals hervorzuheben ist dagegen die fundamentale Übereinstimmung von Lamellibranchiaten und Prosobranchiern in der direkten Ableitung der Genitaldrüse aus der Perikardwand, sei es nun durch einen sich loslösenden Zellenhaufen oder durch eine regelrechte, sich abschnürende Einstülpung.

Auf die übrigen Untersuchungen über Gastropoden einzugehen verlohnt sich kaum der Mühe, da ein sicherer Vergleich nach den bisherigen, sich direkt widersprechenden Angaben kaum durchzuführen ist. Mesodermal ist die Bildung der Genitaldrüse nach EISIG und KLOTZ bei Limnaeus, nach BROCK bei Limax; entodermal ist sie nach FOL bei den Pteropoden und nach GIARD bei Lamellaria; ektodermal endlich ist sie nach GANIN und ROUZAUD bei den Basommatophoren, nach JOYEUX-LAFFUIE bei Oncidium celticum. Nicht minder widersprechend sind die Angaben über die Entstehung der Leitungswege. Da wir dieselben hier erst recht nicht weiter verwerthen können, so verweise ich betreffs dieses Punktes auf die Zusammenstellungen von SCHIEMENZ und v. ERLANGER, wo alle bisherigen Angaben übersichtlich zusammengestellt sind.

VII. Die „Keimblätter“ der Mollusken und die phyletische Stellung der Trochophoralarve.

Die Entwicklung von Dreissensia stellt sich als eine fortlaufende Entfaltung von Organen dar. Diese Entfaltung beginnt mit der Bildung der ersten Furchungsebene, sie schreitet successive fort und findet ihren Abschluss mit der Differenzirung der Geschlechtsorgane. Als die am frühesten sich scharf sondernden Organanlagen lernten wir Schalendrüse, larvales Mesenchymmuskelgewebe, sowie Mitteldarmanlage kennen. Es folgte die gemeinsame Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen, sodann die einzelnen Gangliensysteme, Mesenchymmuskelgewebe des Fußes u. s. f. Die weitaus meisten aller dieser einzelnen Organsysteme ließen sich direkt auf eine specifische Sonderanlage zurückführen, als deren Mutterboden stets eine einfache Zellenschicht anzusehen war, welche auf den jüngsten Stadien die Furchungskugeln darstellte, auf älteren als Blastulazellen einen einfachen Hohlraum umschloss und später als Ektoderm den Körper der Larve außen umzog. Eine einzige Anlage enthielt nach bereits vollzogener Sonderung noch mehrere Organkomplexe untrennbar in sich vereinigt, die Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen. In gewissem Sinne können wir dasselbe von der Scheitelplatte sagen, die ebenfalls drei verschiedene Organe in sich enthielt, das eigentliche larvale Sinnesorgan, die Cerebralganglien, und endlich die Mundlappen. Am unsichersten zu deuten nach ihrer specifischen organbildenden Leistung waren die Zellen des larvalen Mesenchymmuskelgewebes, sie liefern neben den larvalen Muskelsystemen auch diejenigen der erwachsenen Muschel, eine schärfere Präcisirung ist innerhalb dieses, sich sehr frühzeitig auflösenden Zellkomplexes nicht möglich.

Die Art der Differenzirung und Loslösung erfolgte theils durch Einstülpung, theils durch Einwucherung, die beiden gewöhnlichen Vorgänge in der Entwicklung eines Thieres, wobei jedoch durchaus ein Überwiegen des Modus der Einwucherung von Zellelementen zu konstatiren war. Durch Einstülpung entstanden nur Schalendrüse, sämmtliche Bestandtheile des Darmes und Otocyste, alles Übrige durch Einwucherung. Das Pedalganglion bot uns eine interessante Zwischenstellung beider Modi dar.

Wir sehen also im Laufe der Entwicklung von Dreissensia eine Reihe scharf geschiedener Organanlagen auftreten, die sich der Reihe nach, bald früher, bald später, aus einer indifferenten Zellmasse, als deren Ausgangspunkt die Eizelle und die Furchungskugeln anzusehen sind, herausdifferenziren. Diese einzelnen Organanlagen bilden für sich je ein besonderes System, welches im Wesentlichen der Einwirkung zweier Faktoren unterworfen ist, einmal der Nachwirkung früherer Zustände längst vergangener Ahnengeschlechter und sodann der Beeinflussung von Seiten neu erworbener Eigenschaften der Mollusken überhaupt und sogar der Lamellibranchiaten im Speciellen. Aus diesen beiden Faktoren können wir die Geschichte jedes einzelnen dieser Komplexe für sich feststellen, um so zu einem sicheren Verständnis des Entwicklungsplanes zu kommen.

Direkte Neubildungen der Mollusken finden wir in Schalendrüse und Fuß, erstere hervorgegangen aus dem Bedürfnisse eines Schutzorgans, letzterer aus der Umbildung der Ventralseite zu einer muskulösen Kriechsohle. Wir werden also betreffs dieser Anlagen bei ihren Vorfahren kaum nachzuforschen brauchen, da wir daselbst nichts direkt Vergleichbares finden werden, nur werden eben diese Anlagen natürlich embryonale Zellbezirke der Vorfahren in Besitz nehmen müssen, die ursprünglich zu durchaus anderen Zwecken dienten, indem die Organe, welche zunächst erst auf erwachsenen Stadien ihre Ausbildung und Vervollkommnung erfahren haben, in Folge vorzeitiger Sonderung mit ihren Anlagen in jüngere Stadien modificirend eingriffen. Wir sehen im vorliegenden Falle Schalendrüse und Fuß im Wesentlichen die Abkömmlinge des ersten Somatoblasten der Annelidentrochophora in Besitz nehmen. Neubildungen sind natürlich auch die speciellen Muskelsysteme, ihre Bedeutung ist hier für uns nur eine untergeordnete.

Beziehungen zu Ahnengeschlechtern finden wir dagegen sicher bei der Mitteldarmanlage, gewöhnlich als Entoderm bezeichnet. Ich vermag nicht einzusehen, wesshalb wir in dieser Anlage etwas Besonderes sehen sollen, das in Gegensatz zu den übrigen gesetzt zu werden verdiente, prägt sich doch ihre nichts weniger als indifferente Natur, wie sie ein Keimblatt doch wohl besitzen müsste, nirgends deutlicher aus, als in der frühen Differenzirung der Leberzellen noch während des Vollzugs der Einstülpung selbst. Die Homologie des Entoderms ist nichts weiter als die phyletische Entwicklungsreihe eines einzelnen Organs, eben des Darmkanals, welche in anderen Thiergruppen beträchtliche Komplikationen durch Einschaltung sekundärer, ursprünglich fremder Zellenkomplexe erleiden kann, in der phyletischen Reihe aber, von der ich hier allein spreche — derjenigen, welche von den Cölenteraten über die Würmer zu den Mollusken führt — sich sehr rein erhalten hat. Bei Würmern wie Mollusken gehen die vegetativen Zellen des Keimes in der Bildung des Darmes auf, woran sich sodann als Neubildungen Stomodäum und Proktodäum anschließen. Sehr interessant sind nun die Verschiebungen, welche diese drei Bestandtheile nach ihrem organbildenden Werthe innerhalb des Phylums der Mollusken selbst erfahren. Bei Dreissensia war die Mitteldarmanlage die weitaus mächtigste, umfangreich war auch noch das Stomodäum, das Proktodäum dagegen nur klein. Bei den Prosobranchiern wird nun dieses Proktodäum ganz unterdrückt, die Mitteldarmanlage hat ihre höchste Ausbildung erreicht, indem sie auch den ganzen Enddarm liefert. Das Entgegengesetzte findet bei den Pulmonaten (Limax) statt, hier dringt das ursprüngliche Proktodäum weit nach innen vor, drängt die Mitteldarmanlage zurück und bildet selbst den ganzen Dünn- und Enddarm, die vegetative Mitteldarmanlage hat ihren niedrigsten Stand in Bezug auf ihre organbildenden Leistungen erreicht, indem ihr nur Lebersäcke und Magen zufallen. Auch nicht entfernt können wir daran denken, uns jetzt schon eine Vorstellung davon machen zu können, welches die wirklichen Ursachen dieser Verschiedenheiten sind, wir müssen uns zunächst mit den reinen Thatsachen begnügen. Scheinbar ist es der Natur völlig gleich, auf welchem Wege sie verfährt, denn, um ein anderes Beispiel herauszugreifen, wenn wir oben die mächtige Entwicklung von X auf den Erwerb und die frühzeitige Sonderung einer Schale zurückführten, es braucht dies nicht durchaus der Fall zu sein, bei den Prosobranchiern fehlt X, die Furchung ist nicht im geringsten beeinflusst und erst eine spätere regere Theilung kündet die Schalenanlage an.

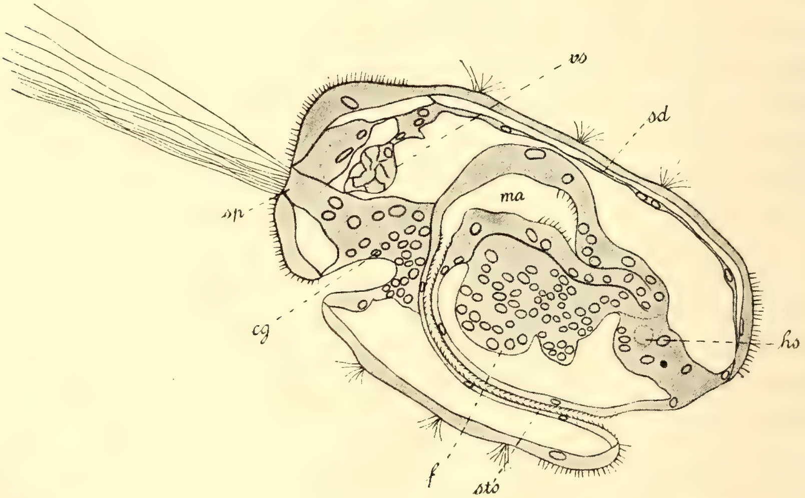
Die larvale Mesenchymmuskelanlage ist bereits eingehend gelegentlich der Furchung besprochen worden, ihre Geschichte konnte man bis weit zu den Turbellarien-ähnlichen Vorfahren zurückverfolgen und die Verschiebungen feststellen, durch welche sie zu ihrer jetzigen Ausbildung gelangten. Hier scheint bei den Mollusken außerdem eine Verschiebung der Funktion stattgefunden zu haben, der Funktion der Anlage in Rücksicht auf ihre spätere organbildende Leistung. Denn bei den Würmern scheinen die entsprechenden Komplexe den wichtigsten Gebilden der inneren Organisation, Muskulatur, Leibeshöhle, Nephridien und Geschlechtsorganen den Ursprung zu geben, hier spielen sie eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle, sie liefern hauptsächlich Muskelsysteme und einen kleinen Theil des Bindegewebes. Dagegen tritt für die Organe, welche den oben genannten wenigstens zum Theil wohl entsprechen, eine besondere Anlage auf, eben diejenige, welche Herz, Perikard, Niere und Genitalorgane liefert. Über die Beziehungen dieser Organe in beiden Gruppen vermag ich, wie ich gestehen muss, keine sichere Antwort zu geben, wir müssten uns denn auf das Gebiet der reinen Hypothese, der bloßen Möglichkeit begeben. Ist in dieser Anlage in ihrer Gesammtheit nur ein abgespaltener Theil der »Urmesodermzellen« zu sehen, die ja zweifellos bei Anneliden und Mollusken ihrer Entstehung nach identisch sind, oder ist dies vielleicht nur theilweise der Fall und stehen wir dann hier ebenfalls nur Neubildungen? Einen phyletischen Zusammenhang der Genitalorgane in dieser Thierreihe, und wohl auch in dem ganzen Thierreiche, müssen wir doch wohl annehmen, für die Genitalorgane muss also eine Verschiebung der Anlage aus der hinteren Zelle *D* der vierten Generation bei den Anneliden in die erst später erfolgende Sonderanlage der Mollusken erfolgt sein — Zwischenstufen irgend welcher Art fehlen bis jetzt völlig. Schwieriger sind die Beziehungen der übrigen Organe, von Herz, Perikard und Niere, aufzudecken. Ein pulsatorisches Organ des Gefäßsystems kann sehr wohl unabhängig als Neubildung auftreten, diese Annahme ist für das Herz der Mollusken nicht unwahrscheinlich und würde mit seiner besonderen Anlage durchaus im Einklang stehen. Noch schwieriger liegen die Dinge bei Niere und Perikard. Die herrschende Auffassung erleichtert sich die Sache ziemlich, wir finden ein Organ, oder besser einen Theil eines Organs, in welchem Geschlechtsprodukte entstehen können, in welchen ein Exkretionsorgan mündet, wir suchen ein Gebilde mit ähnlichen Eigenschaften bei den Anneliden und treffen auf das Cölom, also ist das Perikard identisch mit einem reducirten Cölom. Bau, Funktion und Entstehung beider Organe sind dabei im Übrigen grundverschieden von einander. Ob die Niere mit den Segmentalorganen zu vergleichen ist, ist nicht minder zweifelhaft, die anatomischen Verhältnisse der niederen Mollusken scheinen jedenfalls weit eher direkt auf das Wassergefäßsystem der Plattwürmer zurückzuweisen. Auf alle diese Schwierigkeiten kann ich leider nur hinweisen, sie nicht beseitigen, die Aufstellung einer Theorie ohne weitere Beweismittel ist völlig überflüssig, die Lösung wird nur in weiter ausgedehnten Untersuchungen zu finden sein. Rein theoretischen Werth haben desshalb bis jetzt auch nur Vermuthungen, wie sie unter Anderen in neuerer Zeit z. B. von P. und F. Sarasin geäußert wurden, wonach Niere und Perikard als eine ursprüngliche Hautdrüse aufzufassen sei, aus deren Wandung sich später das Herz differenzirte, im Übrigen aber die Homologie mit Segmentalorganen und Cölom der Anneliden beibehalten werden müsse.

Von den übrigen Organen ist die Urniere als larvales Exkretionsorgan bei Anneliden wie Mollusken sicherlich identisch, mögen auch bei den Anneliden manche Punkte über Entstehung wie histologischen Bau noch der genaueren Aufklärung bedürfen, als letztes Organsystem von Bedeutung bleibt uns desshalb nur noch das Nervensystem zu betrachten übrig. Unstreitig haben wir hier zwei getrennte Anlagen vor uns, von denen die eine der Scheitelplatte entstammt, die zweite im Wesentlichen sich von der Ventralseite der Larve loslöst. Hierdurch bieten sich enge Beziehungen zu den Würmern dar, ja die Art der Entstehung von Pedal- und Visceralganglion bei Dreissensia spricht sogar zunächst für eine mit den Anneliden übereinstimmende Segmentirung. Doch nur äußerlich. Wenn wir sehen, wie die ganze übrige Organisation keine Spur einer derartigen Segmentirung erkennen lässt, wenn wir ferner den Einfluss bereits vollzogener Differenzirung auf jüngere Entwicklungsstadien nicht unterschätzen dürfen, wie uns bereits so manches Beispiel lehrte, so muss uns dies zur Vorsicht mahnen. Nehmen wir als Ausgangspunkt für beide Gruppen etwa die Verhältnisse eines Plattwurmes, so schlugen beide in ihrer Weiterentwicklung durchaus verschiedene Wege ein. Bei den Anneliden erfuhren die ventral gelegenen Nervenstränge eine Segmentirung, die Mollusken behielten die einfachen Stränge zunächst noch bei, derart wie sie jetzt noch Chiton aufweist, es erfolgte dann die Koncentration zu einzelnen Ganglien nach völlig von den Anneliden unabhängigem Modus, demselben, wie ihn jetzt in höchster Vollendung die Prosobranchier aufweisen. Dieser Process der Sonderung einzelner Ganglienknoten griff nun auf immer jüngere Stadien zurück, an Stelle der sich vom Ektoderm loslösenden Nervenstränge traten einzelne, den Ganglien entsprechende Knoten, die ihre Lage natürlich beibehielten, und dies ist Alles, was von dem primitiveren Verhalten, wie es noch Chiton aufweist, bei den Lamellibranchiaten übrig blieb. Alle übrigen Erscheinungen sind nichts als specielle Anpassungen an den höher ausgebildeten Molluskentypus, zu deren Erklärung wir einer Segmentirung nicht bedürfen.

An Stelle der Keimblätter haben wir also eine Reihe von Organanlagen gesetzt, Primitivanlagen, wie man sie auch genannt hat. In denselben sind entweder nur die Anlagen eines einzigen Organs enthalten, wir haben einen durchaus direkten Entwicklungsgang vor uns, dieselben können jedoch auch als ein selbständiger Komplex noch vor einer Organdifferenzirung auftreten und alsdann mehrere Organanlagen in sich enthalten, wir haben eine zusammengesetzte Primitivanlage vor uns. Beide Begriffe können morphologisch und physiologisch hier und da mit dem zusammenfallen, was man bis jetzt als das eine oder andere Keimblatt bezeichnet, brauchen es aber nicht zu thun. Jede dieser Primitivanlagen muss auf ihren organbildenden Werth aufs schärfste geprüft werden, ihre Wandlungen in dieser Beziehung sowie örtlicher und zeitlicher Verschiebung müssen nach Möglichkeit festgestellt werden, um so zu einer Art Geschichte nicht nur jedes einzelnen Organs, sondern auch seiner Anlage zu gelangen, und erst dann tiefer in das Verständnis des speciellen Entwicklungsganges einzudringen. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte wird dann zu einer wirklichen »Phylogenie der Ontogenien« (Samassa) werden, und in deren Ausbau fallen ihr noch große Aufgaben zu.

Es bleibt uns endlich noch die phyletische Stellung der Trochophoralarve zu erörtern übrig. Dass dieselbe innerhalb des Molluskenphylums nach einem durchaus einheitlichen Plane gebaut ist, dass sie, mit Ausnahme der Cephalopoden natürlich, als die Grundform aller Molluskenlarven aufzufassen ist, darüber besteht wohl kaum ein Zweifel mehr. Gewisse Modifikationen werden sich natürlich stets innerhalb der einzelnen Ordnungen finden, hervorgerufen theils durch Weiterbildungen, theils durch Reduktionen. Wir wollen diese Verhältnisse zum Schlusse noch einer kurzen Betrachtung unterwerfen, Verhältnisse, wie sie im Allgemeinen schon lange als feststehend angenommen werden.

Bei den weitaus meisten Muscheln, so weit deren Entwicklungsgeschichte bis jetzt bekannt ist, kommt eine typische Trochophoralarve von dem gleichen Bau vor, wie ich ihn für Dreissensia beschrieben habe. Von den Süßwassermuscheln (Cycladiden und Unioniden) abgesehen, deren Entwicklung einfach aus einer starken Rückbildung der Trochophoralarve zu erklären ist, finden wir unter den Muscheln nur noch eine einzige abweichende Gruppe, und zwar eigenthümlicherweise gerade diejenigen, welche ihrem anatomischen Bau nach als die ursprünglichsten Formen gelten, nämlich die Protobranchier. Yoldia und Nucula besitzen nach Drew eine Larvenform, die auf den ersten Blick recht bedeutend von einer echten Trochophora abweicht. Wimperkränze umgeben gürtelförmig einen walzigen, tonnenartigen Körper, der an seinem einen Pole einen langen Wimperschopf trägt. Sehen wir uns dagegen die innere Organisation an, wie sie uns in Textfig. 13 entgegentritt, so erkennen wir sofort die außerordentliche Übereinstimmung in der inneren Organisation, ohne Berücksichtigung zunächst des äußeren larvalen Mantels. Ein langer Ösophagus führt über in den Magen und letzterer durch den Darm zum Enddarm und After. Zwischen Mund und After liegt ventralwärts eine mächtige Verdickung, die dem Fuße, den Pedalganglien etc. den Ursprung geben muss. Die Dorsalseite wird von einem stark abgeflachten Epithel eingenommen, welches später die Schale trägt,



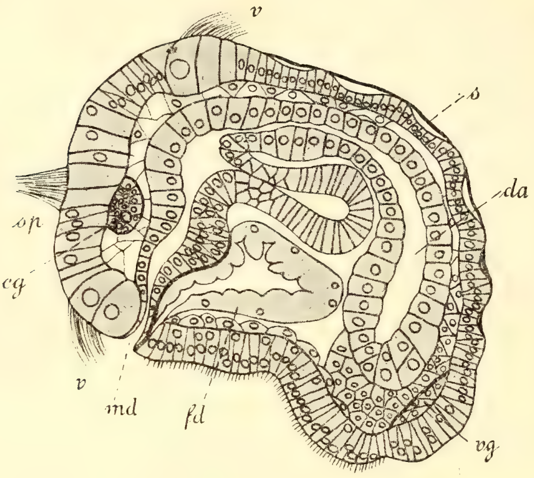
Textfig. 13.
Medianschnitt durch die Larve von Yoldia limatula. Kopie nach Drew. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

die Vorderseite ist durch den Besitz der Scheitelplatte und des vorderen Schließmuskels ausgezeichnet. Sehr interessant ist vor Allem das Verhalten der Scheitelplatte, wir sehen eine ähnliche Theilung in mehrere Bezirke vollzogen, wie bei Dreissensia. Mehr nach vorn hin liegt eine tiefe Grube, die mit der Bildung des Cerebralganglions in engem Zusammenhange steht, weiter nach hinten liegt der eigentliche larvale Theil der Scheitelplatte, der später zu Grunde geht. Leider sind die Beziehungen der Scheitelgrube zu der Bildung der Cerebralganglien nicht völlig klargestellt, vor Allem, ob sie ganz in ihrer Bildung aufgeht oder abgeworfen wird, oder ebenfalls Beziehungen mit den Mundlappen gewinnt. Dass vorderer und hinterer Schließmuskel ganz die gleiche entsprechende Lage einnehmen, brauche ich kaum besonders zu erwähnen, die einzige Schwierigkeit beim Vergleiche bildet die larvale Hülle, welche den ganzen Körper umhüllt und später abgeworfen wird. Dass diese Hülle in irgend einen Zusammenhang mit dem Velum zu bringen ist, darüber besteht wohl kaum ein Zweifel. Die Frage ist nur die, welche Form als die Ausgangsform anzusehen ist. Die Nuculiden haben in dieser letzteren Hinsicht für sich ihren unzweifelhaft recht primitiven anatomischen Bau voraus, und demnach nimmt auch Drew an, dass das Velum erst sekundär durch eine Zusammenziehung dieser Hülle entstanden sei. Ich muss gestehen, dass ich mich dieser Anschauungsweise nur schwer anzupassen vermag, namentlich, wenn wir die vielen Vergleichspunkte mit der Annelidentrochophora heranziehen, weit ungezwungener erscheint es mir, derartige komplicirte Metamorphosen als das Resultat sekundärer Erscheinungen anzusehen, indem die Velarränder allseits den Körper zu umwachsen begannen und unter Verschmelzung der Ränder schließlich einen vollständigen Mantel bildeten.

Ganz ähnliche Umgestaltungen scheinen die Solenogastren erfahren zu haben, es kommt auch hier zur Ausbildung eines larvalen äußeren Mantels, der später abgeworfen wird, während im Inneren eine Neubildung aller bleibenden Organe stattfindet. Die in drei Segmente zerfallenden Larven von Dondersia wie Proneomenia weisen nach Pruvot dieses Verhalten auf. Leider sind die inneren Verhältnisse, namentlich die näheren Beziehungen der Organe zum Larvenmantel noch nicht genügend bekannt, um mit Erfolg einen Vergleich durchführen zu können.

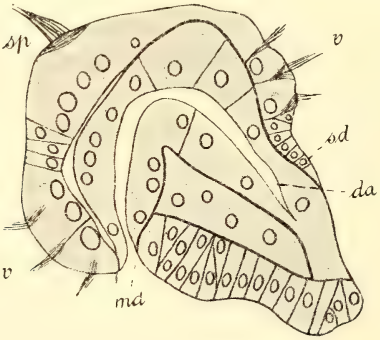
Weit engere Beziehungen finden wir dagegen mit der Larve von Chiton (Textfig. 14). Sehen wir von speciellen Modifikationen, wie Komplikation des Darmkanals, Ausbildung der Schalenplatten etc.

ab, so haben wir hier ganz dieselben Verhältnisse, wie bei der typischen Trochophora vor uns. Am vorderen Pole liegt die cilientragende Scheitelplatte und ein ringförmiger Velarkranz, die Ventralseite liefert den Fuß, die Dorsalseite die Schale. Im Ganzen freilich prägt sich die eigenthümliche Gestalt von Chiton in dem Gesammtcharakter der Larve schon recht frühzeitig aus.



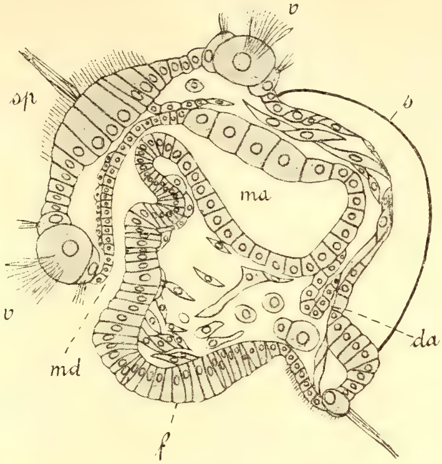
Textfig. 14.
Medianschnitt durch die Larve von Chiton Polii. Kopie nach Kowalevsky. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

Dass sich auch die Larven der Solenoconchen, so weit deren Entwicklung überhaupt bekannt ist, durchaus diesem Typus anschließen, das zeigt ein Blick auf Textfig. 15. Scheitelplatte, Velarkranz, Ventralplatte, Schalendrüse, Darmkanal, Alles weist ganz die gleiche Lagerung auf. Am variabelsten ist noch die Anordnung der Cilien des Velarkranzes. Bei Chiton bildeten sie einen einfachen, mächtigen Wimpergürtel, bei Dentalium zerfällt er in drei parallel verlaufende Ringe, und ähnlich stellt er sich bei Patella dar, nur dass hier der mittlere Ring die weitaus mächtigste Ausdehnung erreicht hat.

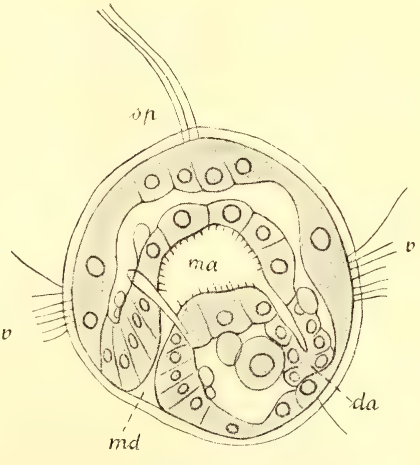


Textfig. 15.
Medianschnitt durch die Larve von Dentalium. Kopie nach Kowalevsky. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

Im Übrigen weisen auch die Prosobranchier eine außerordentlich große Übereinstimmung mit der Muscheltrochophora auf (Textfig. 16), wieder von speciellen Verhältnissen, wie z. B. der Radulatasche, abgesehen. Der Gegensatz zwischen der mächtigen Ventralplatte, welche den Fuß zu liefern hat, und der schalentragenden Dorsalseite ist auch hier scharf ausgeprägt, die Vorderseite nimmt wieder Velum und Scheitelplatte ein. Hier bei Patella zeigt das Velum noch ganz die ursprüngliche Grundform, bei anderen, wie z. B. Crepidula (Conklin), fallen die hinteren Theile derselben einer Reduktion anheim, und nur der vordere Theil wird zur Ausbildung der für die Veligerlarve typischen beiden Velarlappen verwandt. In der gleichen Richtung haben sich die Larven der Opisthobranchier, Pteropoden und Heteropoden entwickelt, während bei den Pulmonaten im Zusammenhange mit den veränderten Lebensbedingungen eine starke Reduktion der Larvenform stattgefunden hat, die sich namentlich in der fortlaufenden Unterdrückung des Velums bemerkbar macht.

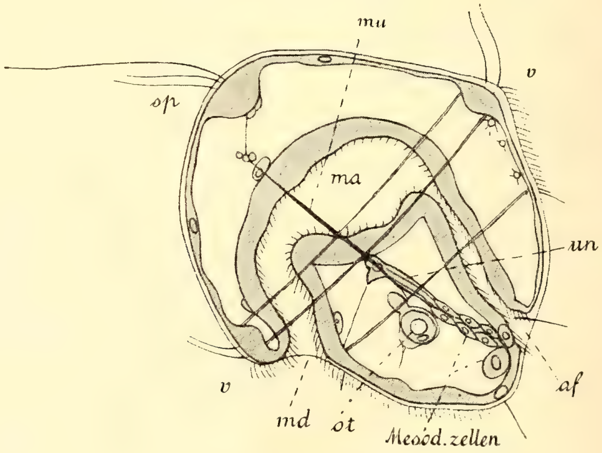


Textfig. 16.
Medianschnitt durch die Larve von Patella. Kopie nach Patten. Erklärungen der Abkürzungen siehe am Schlusse.



Textfig. 17.
Medianschnitt durch eine jüngere Larve von Eupomatus uncinatus. Kopie nach Hatschek. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

Mit diesen Formen haben wir die extremsten und specialisirtesten Vertreter des Phylums der Mollusken erreicht, wenn wir von dem selbständigen Zweige der Cephalopoden ganz absehen, wir müssen seinen Stamm nun nach der umgekehrten Richtung, nach seiner Wurzel und seinem Ausgangspunkte hin verfolgen. Einen näheren Vergleich lassen hier fast nur die Anneliden zu, da wir hier auf eine ganz ähnliche Larvenform treffen. Die noch entfernter stehenden Thiergruppen, wie beispielsweise die Turbellarien, weisen zwar ebenfalls noch einige wichtige Vergleichspunkte auf, wie sie unter Anderen im Verhältnis der Urniere zu dem Wassergefäßsystem so überraschend hervortreten, eine Weiterführung der Larvenform und deren Organisation, als Ganzes betrachtet, ist, wenn auch sicherlich möglich, so doch zur Zeit ohne weiteres entwicklungsgeschichtliches Material noch nicht auf vollgültige Thatsachen zu gründen. Desto zahlreicher sind dagegen, wie schon gesagt, die Vergleichspunkte zwischen Anneliden- und Molluskentrochophora. Schon im Verlaufe der Furchung konnten wir eine ganze Anzahl übereinstimmender Punkte feststellen, dieselben finden sich nicht minder, wenn wir nun an einer jungen Trochophoralarve die Vergleiche weiter ziehen (Textfig. 17). Äußerlich treffen wir hier wie dort auf ein Velum mit ringförmig angeordneten Cilien, eine Scheitelplatte in der Mitte des Velarfeldes, besetzt mit starken Cilien, im Inneren einen durchaus gleichartig gelagerten Darmkanal, der aus sich völlig entsprechenden Anlagen hervorgegangen ist, zu beiden Seiten desselben einige größere Zellen, die von *M* abstammen. Und nehmen wir ein älteres Stadium, eine ganze Reihe neuer Parallelen tritt hinzu (Textfig. 18). Außer der gleichen Lagerung der eben erwähnten Organe finden wir nun noch ein Exkretionsorgan, welches nahezu die gleiche Lagerung aufweist, bildet sich eine Otolithenblase an ganz entsprechender Stelle aus, treten Muskelfasern auf, die fast in der gleichen Richtung ziehen. Die Verschiedenheiten treten dem gegenüber recht sehr zurück. Es fehlen



Textfig. 18.

Medianschnitt durch eine ältere Annelidenlarve. Kopie nach HATSCHEK. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

der Trochophora von Dreissensia die Ringnerven und Ringmuskeln des Velums, es fehlt ein postoraler Wimperkranz, der so thätigen Antheil am Aufbau des Velums der älteren Annelidentrochophora hat. Sie besitzt dagegen als Besonderheit vor Allem die Schalendrüse, ein specifisches Molluskenorgan, und einige gleichfalls specialisirte Muskelsysteme. Diese Anfangs so geringen Abweichungen nehmen nunmehr im Verlaufe der weiteren Entwicklung stets an Umfang zu, immer mehr machen sich die Erscheinungen bemerkbar, welche beide ihrer so grundverschiedenen inneren wie äußeren Organisation entgegenführen. Bei den Anneliden handelt es sich im Wesentlichen um ein Auswachsen des hinteren Körpertheiles, und damit im Zusammenhange um die Ausbildung äußerer wie innerer Segmentirung, letztere im Wesentlichen verursacht durch die Differenzirung der Mesodermstreifen. Bei den Mollusken unterbleibt ein derartiges Auswachsen in einer Richtung, der gesammte Larvenkörper, mit Ausnahme allein der Velarregion, giebt durch gleichmäßiges Wachsthum nach allen Richtungen hin dem Körper der erwachsenen Muschel den Ursprung, wobei die Differenzirungen an der Ventralseite, sowie die Ausbildung der Sonderanlage von Herz, Niere und Genitalorganen die Hauptrolle spielen. Hier liegt also die Stelle, wo der Typus der Anneliden von demjenigen der Mollusken sich schied, erstere haben nichts gemein mit irgend einem specifischen Zuge der Molluskenorganisation, letztere sind nie mit dem Processe der Segmentirung in Berührung gekommen, die Mollusken sind ungegliederte Thiere und sind es stets gewesen. Gemeinsam ist beiden nur der Ursprung, als Zeuge hierfür ist uns die Trochophoralarve erhalten geblieben, durch ein ähnliches Ahnenstadium, dessen weiter zurückliegende Geschichte wir wahrscheinlich in der Turbellarienorganisation suchen müssen, sind beide hindurchgegangen.

Wie so manchem anderen Autor, so ist es auch mir ergangen. Durchaus skeptisch trat ich an die alte Trochophoratheorie heran, jetzt muss ich gestehen, dass die Untersuchung der Entwicklung von Dreissensia mich völlig zu ihr zurückgeführt hat, der enge Zusammenhang von Anneliden und Mollusken durch das Bindeglied der Trochophoralarve muss als eine durchaus bewiesene Thatsache der vergleichenden Entwicklungsgeschichte betrachtet werden.

Marburg i. H., Mai 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. J. F. Babor, Über das Centralnervensystem von Dreissensia polymorpha. Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Prag 1895.
2. Th. Barrois, Note sur l'embryogénie de la moule commune. Bull. scient. du dép. du nord. 2. sér. 2. ann.
3. Th. Barrois, Le stylet cristallin des Lamellibranches. Rev. biol. du nord de la Françe. Bd. I. 1889. (Nach dem Neapler Jahresbericht.)
4. F. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI. 1882.
5. F. Blochmann, Eine frei schwimmende Muschellarve im Süßwasser. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
6. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
7. M. Braun, Über die postembryonale Entwicklung unserer Süßwassermuscheln. Zool. Anz. Bd. I. 1878.
8. J. Brock, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen etc. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
9. L. Car, Die embryonale Entwicklung von Asplanchna Brightwellii. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.
10. D. Carazzi, L'embriologia dell' Aplysia limacina fino alla formazione delle strisce mesodermiche. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.
11. H. E. Crampton, Reversal of cleavage in a sinistral Gasteropod. Annals N. Y. Acad. Sc. VIII. 1894.
12. H. E. Crampton, Experimental studies on Gasteropod development. Arch. Entwicklungsmech. Organismen. Bd. III. 1896.
13. E. G. Conklin, The embryology of Crepidula. Journ. Morphol. Vol. XIII. 1897.
14. E. G. Conklin, Cleavage and differentiation. Biol. Lect. Wood's Holl. 1896/1897. Boston 1898.
15. G. A. Drew, Notes on the embryology, anatomy, and habits of Yoldia limatula. Johns Hopk. Univ. Circul. Vol. XVII. Baltimore 1897.
16. G. A. Drew, Some observations on the habits, anatomy, and embryology of members of the Protobranchia. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.
17. G. A. Drew, Yoldia limatula. Mem. Biol. Labor. John Hopk. Univ. IV. 3. 1899.
18. H. Eisig, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnaeus. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
19. H. Eisig, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XIII. 1899.
20. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. I. Bythinia tentaculata. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. 1891/1893.
21. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
22. W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgesch. der Najaden. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXI. 1875.
23. W. Flemming, Notiz zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Diese Zeitschrift. Bd. XXVI. 1876.

24. H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes. Arch. Zool. exp. gén. Tome IV. 1875.
25. H. Fol, Sur le développement des Hétéropodes. Ibid. Tome V. 1876.
26. H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Ibid. Tome VIII. 1880.
27. F. A. Forel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Inaug.-Diss. Würzburg 1866.
28. T. Fujita, Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zool. Magaz. Vol. VII. Tokyo 1895.
29. M. Ganin, Beiträge zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte. 1873. Referat von Hoyer in: Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von Hofmann und Schwalbe. Bd. I. 1873.
30. M. A. Giard, Sur l'embryogénie du Lamellaria perspicua. Compt. rend. Paris 1875.
31. A. Goette, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
32. A. C. Haddon, Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXII. 1882.
33. B. Hatschek, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. III. 1880.
34. B. Hatschek, Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus. Ebenda. Bd. VI. 1885.
35. H. Heath, The development of Ischnochiton. Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ontog. Bd. XII. 1899.
36. R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.
37. S. J. Holmes, Preliminary account of the cell lineage of Planorbis. Zool. Bull. Vol. I. 1897.
38. R. Horst, De Ontwikkelingsgeschiedenes van de Oester. (Mit französischer Übersetzung.) Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. Suppl. Deel I. 1882.
39. R. T. Jackson, The development of the oyster, with remarks on allied genera. Proc. Bost. Soc. nat. hist. Vol. XXIII. 1888.
40. H. S. Jennings, The early development of Asplanchna Herrickii. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. College. Vol. XXX. 1896.
41. H. v. Ihering, Über die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
42. H. v. Ihering, Anodonta und Glabaris. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891.
43. J. Joyeux-Laffuie, Organisation et développement de l'Oncidie. Zool. exp. gén. Tome X. 1882.
44. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
45. J. Klotz, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus. Jen. Zeitschr. Bd. XXIII. 1889.
46. N. Knipowitsch, Zur Entwicklungsgeschichte von Clione limacina. Biol. Centralblatt. Bd. XI. 1891.
47. C. A. Kofoid, On the early development of Limax. Bull. Mus. comp. Zool Harv. Coll. Vol. XXVII. 1895.
48. E. Korschelt, Über die Entwicklung von Dreissena polymorpha. Sitzungsber Ges. naturforsch. Freunde Berlin. 1891.

49. K. Kostanecki, Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Arch. mikr. Anat. Bd. LI. 1898.
50. M. A. Kowalevsky, Étude sur l'embryogénie du Dentale. Annal. mus. hist. nat. Marseille. Tome I. 1883.
51. M. A. Kowalevsky, Embryogénie du Chiton Polii. Ibidem.
52. A. Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Monogr. Leipzig 1884.
53. H. Lacaze-Duthiers, Mémoire sur le développement des branchies des mollusques acéphales lamellibranches. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tome V. 1856.
54. F. Leydig, Über Cyclas cornea. Arch. f. Naturgesch. 31. Jahrg. 1865.
55. F. R. Lillie, The embryology of the Unionidae. Journ. Morphol. Vol. X. 1895.
56. F. R. Lillie, Adaptation in cleavage. Biolog. Lect. Wood's Holl. 1897/1898. Boston 1899.
57. S. Lovén, Beiträge zur Kenntnis der Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Stockholm 1879. Übersetzt aus: Abh. königl. schwed. Akad. Wiss. für 1848.
58. L. Manfredi, Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti R. Acc. sc. fis. mat. Vol. IX. Napoli 1882.
59. G. Mazzarelli, Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opistobranchi. Atti R. Acc. Lincei. Ser. 5. Vol. I. Roma 1892.
60. E. v. Martens, Eine eingewanderte Muschel. Zool. Garten. 6. Jahrg. 1865.
61. J. P. McMurrich, Existence of a postoral band of cilia in Gasteropod Veligers. Ann. Mag. nat. hist. 5. Ser. Vol. XVI. 1885.
62. A. D. Mead, Preliminary account of the cell lineage of Amphitrite and other Annelids. Journ. Morph. Vol. IX. 1894.
63. A. D. Mead, Some observations on maturation and fecundation in Chaetopterus pergamentaceus. Ibid. Vol. X. 1895.
64. A. D. Mead, The early development of marine annelids. Ibid. Vol. XIII. 1897.
65. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. Furchung und Keimblätterbildung. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
66. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Die Larvenperiode. Ebenda. Bd. LXIII. 1898.
67. J. Meisenheimer, Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Ebenda. Bd. LXV. 1899.
68. J. Meisenheimer, Zur Eiablage der Dreissensia polymorpha. Plöner Forschungsberichte. Theil 7. 1899.
69. M. Metcalf, Contributions to the embryology of Chiton. Stud. Biol. Lab. John Hopk. Univ. Vol. V. 1893.
70. Nehring, Über das fossile Vorkommen von Cervus dama, Cyprinus carpio und Dreissena polymorpha in Norddeutschland. Sitzungsber. Gesellsch. naturforsch. Freunde. Berlin 1883.
71. A. Nekrassov, Einige Bemerkungen über das Entstehen der Urniere bei Limnaea. Zool. Anz. Nr. 590. 1899.
72. W. Patten, The embryology of Patella. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1885.
73. P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biologie. Tome XI. 1891.

74. M. G. Pruvot, Sur le développement d'un Solénogastre. Compt. rend. Paris. Vol. CXI. 1890.

75. M. G. Pruvot, Sur l'embryogénie d'une Proneomenia. Ibid. Vol. CXIV. 1892.

76. M. A. de Quatrefages, Mémoire sur l'embryogénie des tarets. Ann. sc. nat. 3. Sér. Zool. Tome XI. 1849.

77. C. Rabl, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. X. 1876.

78. C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.

79. W. M. Rankin, Über das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. XXIV. 1890.

80. E. Ray Lankester, Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Transact. roy. soc. London. Vol. CLXV. 1875.

81. E. Ray Lankester, Remarks on the shell-gland of Cyclas and the Planula of Limnaeus. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XVI. 1876.

82. H. Rouzaud, Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Trav. orig. Labor. zool. Fac. sc. Montpellier. 1885.

83. M. Salensky, Études sur le développement du Vermet. Arch. Biologie. Tome VI. 1887.

84. M. Salensky, Bemerkungen über Haeckel's Gastraea-Theorie. (Larve von Ostrea.) Arch. Naturgesch. 40. Jahrg. 1874.

85. P. Samassa, Bemerkungen über die Methode der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.

86. P. B. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bythinia tentaculata. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1883.

87. P. u. F. Sarasin, Aus der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Vaginula. Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. II. Bd. Die Landmollusken von Celebes (p. 72 ff.). Wiesbaden 1899.

88. P. Schiemenz, Die Entwicklung der Genitalorgane der Gastropoden. Biol. Centralblatt. Bd. VII. 1888.

89. C. Schierholz, Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

90. C. Schierholz, Über Entwicklung der Unioniden. Denkschr. math.-naturw. Klasse. kais. Akad. Wiss. Wien. Bd. LV. 1888.

91. F. Schmidt, Vorläufiger Bericht über Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung von Anodonta. Sitzungsber. Dorp. Nat. Ges. 1885.

92. F. Schmidt, Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. Naturgesch. 51. Jahrg.

93. F. Schmidt, Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Abth. Anat., Ontog. Bd. VII. 1894.

94. F. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. Ebenda. Bd. VIII. 1895.

95. O. Schmidt, Über die Entwicklung von Cyclas calyculata. Müll. Archiv. 1854.

96. C. P. Sigerfoos, The Pholadidae. I. Note on the early stages of development. John Hopk. Univ. Circul. Vol. XIV. 1895. (Nach dem Neapler Jahresbericht.)

97. C. P. Sigerfoos, The Pholadidae. II. Note on the organization of the larva, and the post-larval development of Ship-worms. John Hopk. Univ. Circul. Vol. XV. 1896.

98. H. Stauffacher, Eibildung u. Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. XXVIII. 1894.

99. H. Stauffacher, Die Urniere bei Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.

100. P. Stepanoff, Über die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von Cyclas. Arch. Naturgesch. Jahrg. 31. 1865.

101. C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

102. C. Tönniges, Zur Organbildung von Paludina vivipara mit besonderer Berücksichtigung des Perikardiums, des Herzens und der Niere. Sitzungsberichte Ges. Bef. ges. Nat. Marburg. 1899.

103. J. P. van Beneden, Mémoire sur le Dreissena, nouveau genre, da la famille des Mytilacées etc. Ann. sc. nat. 2. Sér. Tome III. 1835.

104. C. Viguier, Sur la segmentation de l'oeuf de la Tethys fimbriata. Compt. rend. Paris. Tome CXXV. 1897.

105. C. Viguier, Contribution à l'étude du développement de la Tethys fimbriata. Arch. Zool. exp. gén. Vol. VI.

106. W. Weltner, Zur Entwicklung von Dreissensia. Zool. Anz. Nr. 379. 1891.

107. A. Wierzejski, Über die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis. Biol. Centralblatt. Bd. XVII. 1897.

108. E. B. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journ. Morph. Vol. VI. 1892.

109. E. B. Wilson, Consideration on cell-lineage and ancestral reminiscence. Ann. New York Ac. sc. XI. 1898.

110. J. Wilson, On the development of the common mussel (Mytilus edulis). 5. ann. rep. fish. board Scotland. Edinburgh 1887. (Nach den Neapler Jahresberichten.)

111. C. v. Wistinghausen, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. 1891/1893.

112. M. F. Woodward, Note on the anatomy of the larva of the european oyster. Proc, malac. soc. Vol. I. 1895.

113. C. Zelinka, Studien über Räderthiere. III. Zur Entwicklungsgeschichte der Räderthiere nebst Bemerkungen über ihre Anatomie und Biologie. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.

114. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein durchgehende Abkürzungen:

af, After;
bl, Blastoporus;
c, Cuticula;
cg, Cerebralganglion;
da, Darm;
diat, Diatomee;
dr, dorsaler Retraktormuskel;
dz, Darmzellen;

ed, Enddarm;
ep, Körperepithel;
ev, Endvacuole der Urniere;
ex, Exkretionszelle der Urniere;
f, Fuß;
fd, Fußdrüse;
ff, Flimmerhaare der Fußspitze;
gz, Genitalzellen;
h, Herz;
hff, hintere Fußfalte;
hn, Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen;
hp, Anlage von Herz und Perikard;
hs, hinterer Schließmuskel;
k, Krystallstiel;
kb, Krystallstielblindsack;
kf, Kiemenfalte;
l, Ligament;
ls, Lebersäckchen;
lu, inneres Lumen der Urniere;
lz, Leberzellen;
ma, Magen;
mb, Membran der Urniere;
md, Mund;
mf, Mesenchym-Muskelanlage des Fußes;
ml, Mundlappen;
mr, medialer Retraktormuskel;
ms, Mesenchymzellen;
mu, Muskelfaser;
n, Niere;
ne, Endzelle des Nierenperikardialganges;
ng, Nierenausführgang;
oes, Ösophagus;
ol, Otolith;
ot, Otocyste;
ovz, oberer Velarzellenkranz;
p, Perikard;
pa, postanales Wimperbüschel;
pdz, Perikardialdrüsenzellen;
pg, Pedalganglion;
pi, Pigment;
plg, Pleuralganglion;
png, Perikardialnierengang;
po, postorales Wimperbüschel;
pr, Proktodäum;
pw, Perikardialwand;
rf, Retraktormuskel des Fußes;
rk, Richtungskörperchen;
s, Schale;
sd, Schalendrüse;
sg, Scheitelgrube;
sm, seitliche Mantelfalte;
sp, Scheitelplatte;
sto, Stomodäum;
tz, Terminalzelle der Urniere;
un, Urniere;
uvz, unterer Velarzellenkranz;
v, Velum;
vff, vordere Fußfalte;
vg, Visceralganglion;
vh, Vorhof;
vp, Ventralplatte;
vr, ventraler Retraktormuskel;
vs, vorderer Schließmuskel;
vst, Vereinigungsstelle der beiderseitigen Nieren;
wf, Wimperflamme der Urniere;
x, bläschenförmiges Gebilde, wahrscheinlich Gefäßanlage.

Tafel I.

Fig. 1. Ungefurchtes, frisch abgelegtes Ei. Vergr. 800.

Fig. 2. Erste Furchungsspindel, von der rechten Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 3. Zweizelliges Stadium, von der rechten Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 4. Zweizelliges Stadium, vom animalen Pole gesehen. Übergang zum vierzelligen Stadium. Vergr. 800.

Fig. 5. Vierzelliges Stadium, vom animalen Pole gesehen. Vergr. 800.

Figg. 6—8. Übergang zum fünfzelligen Stadium, Fig. 6 und 7 von der Seite gesehen, Fig. 8 vom animalen Pole. Vorbereitung der Spindeln zum achtzelligen Stadium. Vergr. 800.

Figg. 9—10. Übergang zum achtzelligen Stadium. Vergr. 800.

Fig. 11. Achtzelliges Stadium, von der rechten Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 12. Achtzelliges Stadium, vom ventralen Pole gesehen. Übergang zum neunzelligen Stadium. Vergr. 800.

Tafel II.

Fig. 13. Übergang zum 16zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 14. Übergang zum 16zelligen Stadium, von der linken Seite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 15. 16zelliges Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 16. 16zelliges Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 17. Übergang zum 17zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 18. Übergang zum 23zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 19. Übergang zum 23zelligen Stadium, von der rechten Seite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 20. Übergang zum 27zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 21. Übergang zum 28zelligen Stadium, von der linken Seite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 22. Übergang zum 29—31zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 23. Übergang zum 32zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 24. Übergang zum 27zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Tafel III.

Fig. 25. Übergang zum 28zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 26. Übergang zum 34zelligen Stadium, von der Hinterseite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 27. Übergang zum 42zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 28. Übergang zum 42zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Etwas älter als das vorhergehende Stadium. Vergr. 800.

Fig. 29. Übergang zum 45zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 30. Übergang zum 46zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 31. Übergang zum 46zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Etwas älter als das vorhergehende Stadium. Vergr. 800.

Fig. 32. Übergang zum 47zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 33. Übergang zum 48- und 49zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 34. Erste Bilateraltheilung von *M*. Übergang zum 54zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Figg. 35—36. *M* und *X* erleiden in umgekehrter zeitlicher Reihenfolge als in Fig. 33—34 die erste Bilateraltheilung. Vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Tafel IV.

Fig. 37. Übergang zum 54zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 38. Bildung von x_5. Von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 39. Bildung von *m* und vierte Theilung von *B* und *C*. Vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 40. Zweite Bilateraltheilung von X. Von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 41. Zweite Bilateraltheilung von *X* vollzogen. Zweite Bilateraltheilung von *M*, welches in die Tiefe sinkt, von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 42. Dasselbe Stadium, von der linken Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 43. Dritte Bilateraltheilung von *X*. Erste Andeutung des sich einsenkenden Blastoporus. Von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 44. Älteres Stadium mit tief eingesenkter Schalendrüse und stark verengtem Blastoporus. Von der Hinterseite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 45. Stadium der Wiederausstülpung der Schalendrüse, von oben gesehen. Erste Andeutung des Velums. Vergr. 750.

Fig. 46. Junge Larve mit eben ausgebildetem Velum, Scheitelplatte und Mund. Von der Vorder- und Ventralseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 47. Etwas älteres Stadium. Die Umwachsung der Schale ist schon ziemlich vorgeschritten. Von der Vorder- und Ventralseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 48. Schema der einzelnen Zellregionen, aus denen sich die Larve aufbaut. Von der linken Seite gesehen. Erklärung siehe im Texte, p. 19 ff.

Tafel V.

Fig. 49—54, 56. Trochophoralarve von 75 μ bis zu 187,5 μ Länge allmählich heranwachsend. Alle von der linken Seite gesehen. Das Nähere siehe im Texte, p. 54 ff. Vergr. 400.

Fig. 55. Stadium von Fig. 54, aber von der Ventralseite gesehen. Vergr. 400.

Fig. 56. Ältestes freischwimmendes Stadium mit beginnender Reduktion der Larvencharaktere. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 400.

Fig. 57. Sich eben festsetzende Larve, die im Begriffe steht das Velum abzuwerfen. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 250.

Fig. 58. Älteres festsitzendes Stadium. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 250.

Fig. 59. Junge, festgeheftete Muschel, deren sämmtliche Organe bereits angelegt sind. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 90.

Tafel VI.

Fig. 60. Zweizelliges Stadium im Längsschnitte. Vergr. 900.

Fig. 61. Schnitt durch ein achtzelliges Stadium. Vergr. 900.

Fig. 62. Schnitt durch ein 16zelliges Stadium. Vergr. 900.

Fig. 63. Schnitt durch ein älteres Furchungsstadium. Vergr. 900.

Fig. 64. Sagittalschnitt durch eine ganz junge Gastrula. Vergr. 800.

Fig. 65. Sagittalschnitt durch eine etwas ältere Gastrula. Vergr. 800.

Fig. 66. Sagittalschnitt durch eine Gastrula mit dem Maximum der Einstülpung von Schalendrüse und Mitteldarmanlage. Vergr. 1000.

Fig. 67. Sagittalschnitt durch eine Gastrula, deren Schalendrüse sich wieder auszustülpen beginnt. Vergr. 800.

Fig. 68. Sagittalschnitt durch die sich eben ausbildende Trochophoralarve. Schalendrüse noch weiter zurückgestülpt, Blastoporus geschlossen. Vergr. 800.

Fig. 69. Sagittalschnitt durch ein etwas älteres Stadium mit sich anlegendem Stomodäum. Vergr. 800.

Fig. 70. Sagittalschnitt durch die junge Trochophoralarve. Vergr. 800.

Fig. 71. Frontalschnitt durch eine Gastrula, die streifenförmige Anordnung der Derivate von *M* (Mesodermstreifen) zeigend. Vergr. 1000.

Tafel VII.

Fig. 72. Schnitt durch eine Gastrula, die Auswanderung einzelner Ektodermzellen zeigend. Vergr. 800.

Fig. 73. Frontalschnitt durch das Stadium von Fig. 69 etwa. Vergr. 800.

Fig. 74. Frontalschnitt durch den vorderen Theil einer Trochophoralarve, das weit ausgestreckte Velum zeigend. Vergr. 530.

Fig. 75. Schnitt durch den Velarzellenrand. Vergr. 1150.

Fig. 76. Flächenschnitt der Wimperzellen des Velarrandes. Vergr. 800.

Fig. 77. Schnitt durch die Schalendrüse mit eben abgeschiedenem Chitinhäutchen. Vergr. 800.

Fig. 78. Querschnitt der jungen Trochophoralarve, durch Vorderdarm und Leberanlage gehend. Beginn der Ausbildung einer zweiklappigen Schale. Vergr. 800.

Fig. 79. Schnitt durch die dorsalwärts gelegene Epithelleiste, an welcher beide Schalenhälften befestigt sind. Vergr. 800.

Fig. 80. Sagittalschnitt durch die Ventralseite einer jungen Trochophoralarve. Vergr. 800.

Fig. 81. Dessgleichen durch die Ventralseite einer etwas älteren Larve. Vergr. 800.

Figg. 82—84. Dessgleichen durch immer älter werdende Stadien, die Ausbildung des Mesenchymmuskelgewebes des Fußes demonstrirend. Vergr. Fig. 82 = 800, Fig. 83 und 84 = 750.

Figg. 85—86. Sagittalschnitt durch den vorderen Theil der Ventralseite, die Auswanderung der Mesenchymmuskelzellen des Fußes zeigend. Vergr. 800.

Tafel VIII.

Fig. 87. Erste Anlage der Urniere. Vergr. 1150.

Fig. 88. Etwas älteres Stadium der Urnierenanlage. Vergr. 1150.

Figg. 89—91. Successive auf einander folgende Stadien in der Ausbildung der Urniere. Vergr. 1150.

Figg. 92 u. 93. Längsschnitte durch die ausgebildete Urniere. Vergr. 1150.

Fig. 94. Schnitt durch eine verzweigte Urniere. Vergr. 1150.

Fig. 95. Schnitt durch den Wimperapparat der Urniere, auf jüngerem Stadium. Vergr. ca. 1700.

Fig. 96. Schnitt durch den Wimperapparat der Urniere. Vergr. ca. 1700.

Fig. 97. Querschnitt des Urnierenrohres in der Gegend der Exkretzelle. Vergr. 1150.

Fig. 98. Schräger Frontalschnitt durch eine ausgebildete Trochophoralarve, die Lage der Urnieren zeigend. Vergr. 750.

Fig. 99. Schnitt durch den hinteren Schließmuskel. Vergr. 620.

Fig. 100. Schnitt in der Richtung des sich anlegenden Fußretraktors. Vergr. 620.

Fig. 101. Schnitt durch den vorderen Schließmuskel. Vergr. 620.

Fig. 102. Frontalschnitt durch den vorderen Theil einer jungen Trochophoralarve, die Anlage der Scheitelplatte zeigend. Vergr. 800.

Fig. 103. Frontalschnitt durch den vorderen Theil einer etwas älteren Larve. Velum und Scheitelplatte bereits wohl entwickelt. Vergr. 800.

Fig. 104. Längsschnitt durch die Scheitelplatte auf jüngerem Stadium. Vergr. 530.

Fig. 105. Längsschnitt durch die Scheitelplatte auf älterem Stadium. Vergrößerung 530.

Fig. 106. Querschnitt durch den vorderen Theil der Scheitelplatte. Vergr. 750.

Tafel. IX.

Fig. 107. Frontalschnitt durch den vorderen Theil der Larve, den Beginn der Differenzirung des Cerebralganglions zeigend. Vergr. 750.

Fig. 108. Dessgl., Cerebralganglienanlage weiter vorgeschritten. Vergr. 530.

Fig. 109. Dessgl., Cerebralganglion nahezu losgelöst. Vergr. 530.

Fig. 110. Dessgl., Cerebralganglion und Scheitelgrube völlig getrennt. Vergr. 530.

Fig. 111. Querschnitt der Ventralseite der Larve. Erste Anlage des Pedalganglions. Vergr. 800.

Fig. 112. Dessgl., Pedalganglienanlage weiter vorgeschritten. Vergr. 800.

Fig. 113. Dessgl., Pedalganglienanlage noch weiter nach innen verschoben. Vergr. 800.

Fig. 114. Die eine Hälfte eines Querschnittes der Ventralseite. Pedalganglion im Abschnüren begriffen. Vergr. 800.

Fig. 115. Schräger Querschnitt der Ventralseite. Pedalganglion fertig ausgebildet. Vergr. 750.

Fig. 116. Frontalschnitt der Ventralseite. Pedal- und Visceralganglienanlage sichtbar. Vergr. 800.

Fig. 117. Schnitt durch eine etwas ältere Anlage des Visceralganglions. Vergr. 800.

Fig. 118. Schnitt durch ein ausgebildetes Visceralganglion. Vergr. 750.

Tafel X.

Fig. 119. Theil eines Frontalschnittes, die Wucherungsstelle zur Bildung des Pleuralganglions zeigend. Vergr. 800.

Fig. 120. Dessgl. Älteres Stadium der Pleuralganglienanlage. Vergr. 750.

Fig. 121. Frontalschnitt einer älteren Larve, die Lagebeziehungen sämmtlicher Ganglien aufweisend. Aus einigen Schnitten kombinirt. Vergr. 400.

Fig. 122. Theil eines Querschnittes mit der Otocystenanlage. Vergr. 1150.

Fig. 123. Dessgl., mit bereits abgeschnürter Otocyste. Vergr. 1150.

Fig. 124. Schnitt durch das Pedalganglion, beiderseits die Otocysten aufweisend. Vergr. 1150.

Fig. 125. Stück eines Sagittalschnittes der Ventralseite, die histologische Beschaffenheit des Enddarmes und sein Verhältnis zur Herz-Nieren-Genitalanlage darstellend. Vergr. 800.

Figg. 126—129. Stellen die hinteren Hälften von Sagittalschnitten durch junge Trochophoralarven dar. Die allmähliche Ausbildung des Enddarmes wie der Herz-Nieren-Genitalanlage zeigend. Vergr. 1150.

Fig. 130. Sagittalschnitt durch eine junge Trochophoralarve. Vergr. 750.

Fig. 131. Schnitt durch die Anlage von Magen und Leber. Vergr. 800.

Fig. 132. Sagittalschnitt durch Magen, Krystallstielblindsackanlage und Dünndarm. Vergr. 800.

Fig. 133. Längsschnitt durch den Krystallstielblindsack. Vergr. 750.

Fig. 134. Frontalschnitt einer älteren Larve, die Verhältnisse des Mitteldarmes darstellend. Vergr. 430.

Tafel XI.

Fig. 135. Querschnitt der jungen Trochophoralarve, den Enddarm in der Längsrichtung treffend und die gesammte Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen zeigend. Vergr. 1150.

Fig. 136. Theil des Frontalschnittes einer jungen Larve. Erste Differenzirung von Herz und Niere. Vergr. 1150.

Fig. 137. Dessgl. Etwas älteres Stadium. Vergr. 1150.

Fig. 138. Dessgl. Differenzirung der Nierenbläschen vollzogen. Aus zwei Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Figg. 139—141. Dessgl. Ringförmige Anordnung der Anlage von Herz und Perikard um den Enddarm. Vergr. 1150.

Fig. 142. Dessgl. Beginn der Abspaltung des Perikards. Vergr. 1150.

Fig. 143. Dessgl. Differenzirung von Herz und Perikard auf etwas älterem Stadium. Vergr. 1150.

Figg. 144—146. Dessgl. Verschiedene Stadien der eben vollendeten Differenzirung von Herz und Perikard. Fig. 144 aus zwei auf einander folgenden Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Fig. 147. Theil eines Querschnittes durch eine bereits festsitzende Muschel. Herz und Perikard wohl ausgebildet. Vergr. 1150.

Fig. 148. Theil eines Frontalschnittes einer frei schwärmenden Larve mittleren Alters, die Verschmelzung der beiderseitigen Nierenbläschen zeigend. Aus zwei Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Tafel XII.

Fig. 149. Theil des Frontalschnittes einer jüngeren Larve. Entstehung zweier Schenkel des Nierenbläschens. Vergr. 1150.

Fig. 150. Dessgl. Bedeutende Größenzunahme dieser beiden Schenkel. Aus zwei Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Fig. 151. Dessgl., von einer älteren Larve. Die Nierenbläschen schieben ihren einen Schenkel ventral unter den Darm, um sich hier zu vereinigen. Vergr. 1150.

Fig. 152. Schnitt durch den mittleren Theil der Niere. Vergr. 1150.

Fig. 153. Schnitt durch Niere und Perikardialnierengang im hinteren Drittel ihres Verlaufes.

Fig. 154. Querschnitt durch ein bereits festgeheftetes Stadium, die Vereinigungsstelle der beiderseitigen Nierenhälften zeigend. Vergr. 750.

Fig. 155. Querschnitt eines weit älteren Stadiums. Nierenausführgang völlig ausgebildet. Vergr. 200.

Figg. 156, 157. Längsschnitte durch die Mündung des Perikardialnierenganges in das Perikard. Vergr. 800.

Fig. 158. Querschnitt einer bereits festsitzenden Muschel, die erste Differenzirung der Genitalzellen in der Perikardwand zeigend. Vergr. 800.

Figg. 159, 160. Theile eines ebensolchen Querschnittes, die Genitalanlage etwas weiter vorgeschritten zeigend. Vergr. 800.

Fig. 161. Dessgl., die Genitalanlage beginnt sich vom Perikard loszulösen. Vergr. 800.

Fig. 162. Dessgl., Genitalanlage vom Perikard losgelöst. Vergr. 800.

Tafel XIII.

Fig. 163. Kleiner Theil eines Querschnittes einer älteren Muschel, die Genitaldrüse im Längsschnitte zeigend. Vergr. 530.

Fig. 164. Querschnitt eines noch älteren Stadiums, mit wohlentwickelter Keimdrüse. Vergr. 250.

Fig. 165. Theil eines Sagittalschnittes aus der Gegend der Genitalanlage (vgl. hierzu Fig. 59 auf Taf. V). Vergr. 800.

Fig. 166. Dessgl., älteres Stadium mit bereits losgelöster Keimdrüse. Vergr. 800.

Fig. 167. Querschnitt eines sehr alten Stadiums, die Spaltung der Keimdrüse in zwei Hälften zeigend. Vergr. 200.

Fig. 168. Frontalschnitt durch den vorderen Körpertheil, die Reduktion des Velums und das beginnende seitliche Auseinanderweichen der Scheitelgrube zeigend. Vergr. 400.

Fig. 169. Querschnitt durch den vordersten Körpertheil eines bereits festsitzenden Stadiums. Beginnende Umwandlung der Scheitelgrube. Vergr. 400.

Fig. 170, 171. Querschnitte durch den vordersten Körpertheil noch älterer Stadien, die Umwandlung der Scheitelgrube in die Mundlappen darstellend. Vergr. 400.

Fig. 172. Theil eines Sagittalschnittes durch das Vorderende einer sich eben festsetzenden Larve, die Lage der Scheitelgrube und das Abwerfen des Velums darstellend. Vergr. 400.

Fig. 173. Theil eines Sagittalschnittes durch das Vorderende einer bereits festsitzenden Muschel, mit bereits wohlentwickelten Mundlappen. Vergr. 400.

Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage.

Von

Julius Groſs

aus Riga.

Mit Tafel XIV—XVI und 4 Figuren im Text.

Im Jahre 1895 erschien eine Arbeit von F. PREUSSE, »Über die amitotische Kerntheilung im Ovarium der Hemipteren« (34). In dieser Schrift kommt der Verfasser zu dem Schluss, dass im Ovarium der Hemipteren der amitotischen Kerntheilung eine hervorragende regeneratorische Bedeutung zuerkannt werden müsse. Mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor H. E. ZIEGLER, ersuchte mich nun im Wintersemester 1898/1899, diese Befunde einer Nachprüfung zu unterziehen. Ich kam dieser Aufforderung sehr gern nach und untersuchte eine größere Anzahl von Wanzen. Gelegentlich dieser Untersuchungen fand ich, abgesehen von der mich in erster Linie interessirenden Frage nach der Bedeutung der amitotischen Kerntheilung, auch sonst manches Neue oder von den bisherigen Ansichten Abweichende, das mir der Veröffentlichung werth schien. So kam ich dazu, meine vorliegende Arbeit in drei Theile zu zerlegen. Im ersten werden die einzelnen im Ovarium vertretenen Zellarten nach ihrer Herkunft, ihrer physiologischen Bedeutung und ihrem endlichen Schicksal besprochen; der zweite behandelt die Bildung der Eischale und ihrer Anhangsgebilde; der dritte endlich ist der Amitosenfrage gewidmet.

Material und Methode.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf folgende, während des Frühlings und Sommers 1899 gesammelte Arten:

1. Pentatoma baccarum L.
2. - nigricorne L.
3. - dissimile Fabr.
4. Pentatoma fuscipinum Boh.
5. Graphosoma nigrolineatum Fabr.

6. Eurygaster maurus L.
7. Aelia pallida Küster.
8. Asopus bidens L.
9. Syromastes marginatus L.
10. Alydus calcaratus L.
11. Corizus hyoscyami L.
12. Pyrrhocoris apterus L.
13. Harpactor subapterus DeG.

Am eingehendsten konnte ich die Verhältnisse studiren bei Pentatoma baccarum, nigricorne, dissimile, Syromastes marginatus, Pyrrhocoris apterus. Denn von diesen Arten hatte ich eine größere Zahl Exemplare aus verschiedenen Altersperioden zur Verfügung, von vollkommen erwachsenen angefangen, die augenscheinlich bereits mit der Eiablage begonnen hatten, bis zu ganz jungen, im Spätsommer und Herbst eingefangenen Thieren, bei denen immer erst ein Eifach gebildet war. Von Pyrrhocoris apterus konnte ich auch noch zwei Larven untersuchen. Bei den übrigen Arten musste ich leider darauf verzichten, weil es mir unmöglich gewesen wäre, die Larven sicher zu bestimmen. Von Graphosoma nigrolineatum hatte ich ein ziemlich weit entwickeltes und ein ganz junges Exemplar, von Corizus hyoscyami neben mehreren jungen ein älteres. Eurygaster maurus, Aelia pallida und Pentatoma fuscipinum habe ich nur in jungen Exemplaren erbeutet, Alydus calcaratus und Asopus bidens dagegen in mehreren, aber durchweg älteren Stadien. Von Harpactor subapterus konnte ich nur ein Exemplar untersuchen; dieses befand sich in einem mittleren Stadium der Eientwicklung.

Den gefangenen Thieren wurden die Ovarien herauspräparirt und dann möglichst schnell in die Fixirungsflüssigkeit gebracht. Als solche wurde nach einigen Versuchen mit koncentrirtem Sublimat, das starke Quellungen in den Geweben hervorrief, und Flemming'scher Chromosmiumessigsäure, welche den Dotter und gewisse Theile der Endkammer sehr stark schwärzte, durchgängig die vom Rath'sche Pikrinplatinchloridessigsäure angewendet, die sich vortrefflich bewährte. Nach erfolgter Härtung wurden die Objekte in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Schnittdicke betrug 10 und 5 μ. Letztere Dicke genügte vollkommen für alle Untersuchungen. 10 μ dicke Schnitte erwiesen sich dagegen für kleinzellige Partien der Eiröhre als ungünstig, da man leicht zwei über einander liegende Zellen auf einen Schnitt bekommt. Nothwendig war dagegen die größere Dicke der Schnitte für alte Eier mit bereits starker Chitinschale, die natürlich dem Schneiden große Schwierigkeiten bereitet, leicht in Stücke bricht und dabei das darüber liegende Follikelepithel mit zerreißt. Alle Versuche, das Chitin mit Eau de Javelle oder Eau de Labarraque aufzuweichen, misslangen vollständig. Die Ovarien wurden entweder in toto, oder die einzelnen Eiröhren für sich geschnitten. Ich habe fast ausschließlich Längsschnittserien und nur einige Querschnittserien angefertigt, da erstere bei Weitem übersichtlichere und instruktivere Bilder geben.

Sämmtliche Schnitte wurden auf dem Objektträger gefärbt. Von Tinktionsmitteln habe ich mehrere mit verschiedenem Erfolge angewandt. Hämatoxylin kombinirt mit Eosin (Lee-Paul Mayer p. 205) färbte den Dotter hellroth. Das Zellplasma nahm einen mehr violetten Ton an. Das Kernplasma dagegen wurde hellblau, während das Chromatin sich ganz dunkelblau tingirte.

Ähnliche Resultate ergab die Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Safranin (Lee-Paul-Mayer p. 207), nur färbte sich bei dieser Methode das Chromatin sehr intensiv dunkelroth. Bei Anwendung des Heidenhain'schen Eisenhämatoxylin (Zeitschr. f. wiss. Mikr. 13. Bd. p. 186) tingirte sich der Dotter recht stark, während das Zellplasma heller blieb. Das Kernplasma blieb bei dieser Färbung ganz farblos, das Chromatin dagegen wurde sehr dunkel, fast schwarz. Sehr intensiv schwarz färbte sich das Chromatin auch mit Kernschwarz (Lee-Paul Mayer p. 202), das den übrigen Zellbestandtheilen einen gelblichgrauen bis braunen Ton verlieh. Als am wenigsten geeignet erwies sich im Allgemeinen die von manchen Autoren gerühmte Kombination von Kernschwarz mit Safranin. Doch hatte diese Färbung den Vorzug, dass sie die Zellgrenzen sehr deutlich hervorhob.

Neben der Untersuchung auf Schnittserien, habe ich einige Mal für das Follikelepithel älterer Keimfächer auch die von Preusse (34) angegebene Methode des Abpinselns angewandt. Doch kann ich nicht sagen, dass sie sich sehr bewährte. Denn erstens ist das Epithel für feinere Untersuchungen zu dick. Dann aber kann man, wie es Preusse auch passirt zu sein scheint, leicht dadurch getäuscht werden, dass zwei Kerne über einander liegen und desshalb eine einkernige Zelle vortäuschen. Die Untersuchung an Schnittserien ergiebt jedenfalls sicherere Resultate. Schließlich habe ich noch einige reife, dem Oviduct entnommene Eier in toto untersucht.

I. Über die Differenzirung der einzelnen Elemente der Endkammer und ihre physiologische Bedeutung.

Das Ovarium der Hemipteren ist bereits so oft und so eingehend beschrieben worden, dass ich das Allgemeine wohl als bekannt voraussetzen kann. Ich will mich daher auf die Mittheilung dessen beschränken, was mir neu erschien oder, worin ich von der Ansicht der bisherigen Autoren abweiche. Bei allen von mir untersuchten Arten besteht jedes Ovarium aus 7 Eiröhren. Die Zahl 7 scheint überhaupt bei den Wanzen sehr häufig zu sein, wenn auch zuweilen andere Zahlen vorkommen. So haben außer den von mir genannten Arten nach LÉON DUFOUR auch Coreus, Scutellera, Lygaeus, Cimex, Reduvius, Pelogonus, Corixa, Naucoris cimicoides 7 Eiröhren in jedem Ovarium, Notonecta nach FREY und LEUCKART (13) 6 oder 7. Bei Nepa, Ranatra und Naucoris finden sich nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren 5 Eiröhren. Für Hydrometra geben FREY und LEUCKART, für Aradus und Gerris LÉON DUFOUR 4 Eiröhren an.

Stimmen also alle von mir untersuchten Wanzen in der Zahl der Eiröhren überein, so zeigen sich in einer anderen Hinsicht große Verschiedenheiten. Bei Syromastes marginatus (Fig. 1) enthalten die Eiröhren älterer Thiere immer nur je ein in der Entwicklung weiter vorgeschrittenes Ei; das vor diesem gelegene ist noch ganz jung und augenscheinlich erst eben aus dem Keimlager in die eigentliche Eiröhre hinabgeglitten. Es ist klar, dass zur Zeit aus jeder Eiröhre in größeren Zwischenräumen immer nur ein Ei abgelegt werden kann. Ähnlich verhält es sich bei der Gattung Pentatoma (Fig. 2), bei Graphosoma nigrolineatum und bei Alydus calcaratus. Doch steht bei diesen Wanzen das zweite Ei in seiner Entwicklung nicht so weit hinter dem ersten zurück. Und während das erste noch in der Eiröhre verweilt, ist oft bereits ein drittes aus dem Keimlager ausgetreten. Noch größer ist die Zahl der gleichzeitig in einer Eiröhre befindlichen Eier bei Asopus bidens (Fig. 3). Hier liegen eine ganze Anzahl Eikammern hinter einander. Es findet dabei ein ganz allmählicher Übergang zwischen den auf einander folgenden Eiern statt. Das letzte kann schon vollständig reif und bereits mit Dotterhaut und Chorion versehen sein, während das vorderste erst eben begonnen hat, sich vom Keimlager abzuschnüren. Hier geschieht also die Eiablage zur Zeit der Geschlechtsreife wohl ziemlich kontinuirlich eine längere Zeit hindurch. Bei Pyrrhocoris apterus (Fig. 4) endlich enthält jede Eiröhre ebenfalls immer eine größere Zahl von hinter einander liegenden Eikammern. Aber die meisten derselben zeigen ganz dieselbe Stufe der Entwicklung. Bei ganz alten Thieren fand ich fünf oder sechs Eier mit bereits fertig gebildetem Chorion in einer Eiröhre und nur die vordersten Eier waren wesentlich jünger. Bei der Feuerwanze bleiben also die Eier wahrscheinlich im Ovarium liegen, bis alle reif geworden sind und werden dann auf einmal abgelegt. Die Textfiguren 1—4 sollen das durch dieses verschiedene Verhalten bedingte Aussehen der Eiröhren bei den einzelnen Wanzenarten verdeutlichen.

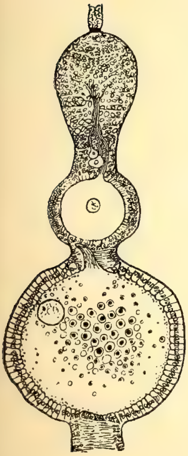


Fig. 1.

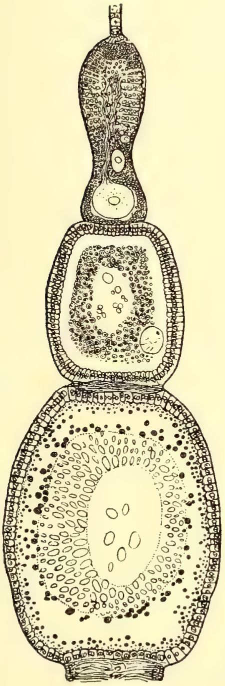


Fig. 2.

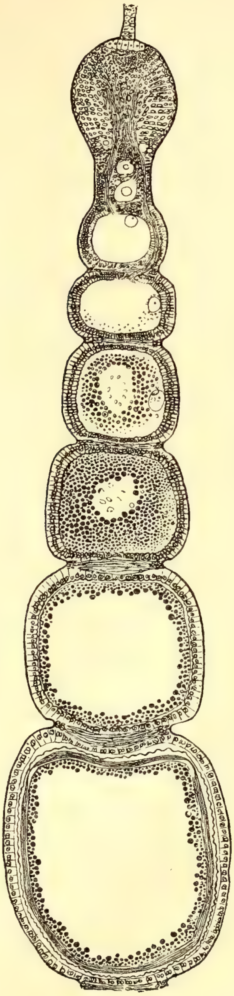


Fig. 3.

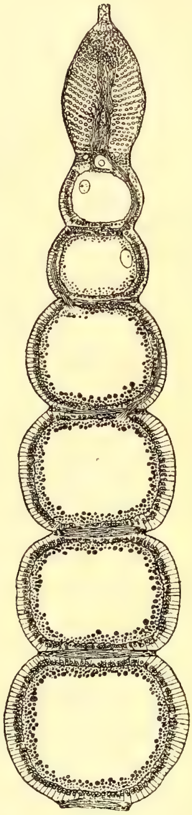


Fig. 4.

Zwecks Orientirung über die einzelnen Theile der Eiröhre ist in Fig. 1 auf Tafel XIV eine solche von Asopus bidens bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Wenn wir von vorn beginnen, sehen wir zuerst den Endfaden (*ef*). An diesen stößt die Endkammer (*ek*). Innerhalb derselben haben wir drei Bezirke zu unterscheiden. An der Spitze liegt eine Ansammlung kleiner Kerne (*a*). Auf diese folgt der Bezirk der Nährzellen (*b*). In der Mitte weist er einen von Kernen freien protoplasmatischen Raum auf, der eine eigenthümliche fibrilläre Struktur erkennen lässt. Den dritten Abschnitt der Endkammer bildet das Keimlager (*c*). Es besteht aus kleinen Zellen, in deren Mitte die jungen Keimbläschen liegen. Die größeren derselben stehen durch Stränge mit dem protoplasmatischen Raum des Nährzellenbezirkes in Verbindung. Auf das Keimlager folgen die einzelnen Eikammern. Am hinteren Ende der Eiröhre ist auch noch ein entleerter Follikel abgebildet.

Ich wende mich nun zur Besprechung der interessanten und von verschiedenen Forschern sehr verschieden beurtheilten Frage nach der Herkunft und der morphologischen und physiologischen Bedeutung der verschiedenen in der Endkammer vereinigten histologischen Elemente. Bevor ich jedoch näher auf dieselbe eingehe, muss ich noch einen Theil des Insektenovariums einer gesonderten Betrachtung unterziehen, nämlich den Endfaden. Diese Trennung empfiehlt sich, weil, wie wir sehen werden, letzteres Gebilde bei meinem Material eine große Selbständigkeit gegenüber der Endkammer behauptet, eine größere, als bisher für irgend ein Insekt sicher begründet worden ist.

Die ersten Untersuchungen über die Endfäden des Insektenovariums verdanken wir JOHANNES MÜLLER (32). Er fand, dass die Endfäden bei den von ihm untersuchten Insekten sich an das Rückengefäß anheften und hielt sie desshalb für Gefäße, welche eine direkte Blutverbindung zwischen Ovarium und Rückengefäß herstellen. Diese Ansicht wurde später von STEIN (40) und namentlich von LEYDIG (24) widerlegt, welche nachwiesen, dass die eigentlichen Endfäden innerhalb ihrer Peritonealhülle endigen, bevor sie das Rückengefäß erreichen, und dass sie also nur als Aufhängebänder der Ovarien zu betrachten sind. Das Historische über den Endfaden hat KORSCHELT (16) sehr eingehend dargelegt. Ich kann mich daher darauf beschränken, nur die für meine Untersuchung wichtigen Arbeiten zu besprechen, besonders so weit sie nach der KORSCHELTschen Schrift erschienen sind. Große Meinungsverschiedenheiten bestehen noch über die Beziehungen zwischen dem Endfaden und dem eigentlichen Ovarium, und es ist wohl mehr als wahrscheinlich, dass sich diese Beziehungen in den verschiedenen Insektenklassen auch verschieden gestalten.

Über die Hemipteren hat KORSCHELT die eingehendsten Untersuchungen angestellt. Er findet, dass bei Notonecta glauca, Nepa cinerea und Reduvius personatus die Kerne des Endfadens kontinuirlich in die der Endkammer übergehen. Bei Pyrrhocoris apterus sah Korschelt allerdings, dass sich die Tunica propria zwischen Endfaden und Endkammer hinzieht. Trotzdem nimmt er an, dass auch bei der Feuerwanze die beiden Theile von gleichem Ursprung seien. Schon ein Jahr vor Korschelt hatte Will (45) für Nepa und Notonecta angegeben, dass die Kerne des Endfadens als die jüngsten eibildenden Elemente zu betrachten seien, welche in die Endkammer hinabwandern sollen. Auch Sabatier (37) meint, Endkammer und Endfaden hätten, wenigstens bei jungen Nymphen von Nepa, dieselbe Beschaffenheit. Nach Landois (21) sind auch bei der Bettwanze die Zellen der Endfäden gleichwerthig den Zellen der Endkammern. Diesen im Wesentlichen mit einander übereinstimmenden Angaben steht in der gesammten Litteratur, so weit sie mir zugänglich war, nur eine Behauptung von J. Perez (33) gegenüber. Er hält den Endfaden für einen atrophirten Abschnitt der Eiröhre, der mit der Eibildung nichts zu thun hat, und findet bei verschiedenen Hemipteren, dass Endfaden und Endkammer durch eine »transversale Scheidewand« von einander getrennt sind.

Meine Beobachtungen über diesen Gegenstand ergaben mir folgendes Resultat: Bei sämmtlichen von mir untersuchten Wanzen bezeichnet die Tunica propria der Eiröhre eine scharfe Grenze zwischen Endfaden und Endkammer. Sie ist an keiner Stelle durchbrochen, sondern bildet eine durchaus kontinuirliche Scheidewand zwischen den beiden genannten Theilen der Eiröhre. Ist schon dadurch ein direkter Übergang zwischen den Kernen des Endfadens und der Endkammer ausgeschlossen, so ist ein solcher auch noch desswegen nicht denkbar, weil die Elemente dieser beiden Partien des Ovariums sich sehr wesentlich von einander unterscheiden. Der Endfaden ist zum größten Theil erfüllt von großen, blasigen Zellen, deren Plasma sich gegen alle von mir angewandten Farbstoffe gänzlich indifferent verhält und daher vollkommen wasserhell erscheint. Die Zellen enthalten, im Verhältnis zum Plasmakörper, recht kleine Kerne, die sich nur schwach mit Kernfärbemitteln tingiren und einen kleinen, punktförmigen Nucleolus umschließen. Der Endfaden gewährt also ein ganz anderes histologisches Bild als die ihm benachbarte Spitze der Endkammer, welche von Kernen erfüllt ist, die an Größe und Färbbarkeit die Kerne des Endfadens weit übertreffen. Die Kerne der Endkammer stehen zudem dicht gedrängt und lassen das zugehörige Zellplasma stark zurücktreten. Sie sollen weiter unten genauer beschrieben werden, hier nur so viel, dass sie mit den Kernen des Endfadens gar nicht zu verwechseln sind, sondern sich auf den ersten Blick deutlich von ihnen unterscheiden. Doch nicht genug hiermit, zeigt der Endfaden gerade an seinem hinteren, an die Endkammer grenzenden Ende eine auffällig veränderte Partie, deren eigenthümliche Struktur den Gegensatz zwischen Endfaden und Endkammer noch schärfer hervortreten lässt und jeden Gedanken eines allmählichen Überganges zwischen beiden vollends ausschließt. Hier zeigt sich bei allen von mir untersuchten Arten, mit einer einzigen, später zu besprechenden Ausnahme, zwischen der Endkammer und den oben beschriebenen blasigen Zellen des Endfadens eine Partie von ganz anderem histologischem Charakter. Dieser Anfangstheil des Endfadens besteht aus schmalen, spindelförmigen Zellen, die quer zur Achse der Eiröhre gestellt sind und sich scharf gegen die vorhin erwähnten blasigen Zellen abheben (Figg. 2, 3, 4). Gegen Farbstoffe verhalten sie sich eben so indifferent wie die übrigen Zellen des Endfadens. Ihre blassen Kerne sind, wie die zugehörigen Zellen, quer verlängert. Die Tunica propria des Endfadens ist an dem Anfangstheil des Endfadens besonders stark und erscheint quergeringelt, wie dieses KORSCHELT (16) auch für Reduvius personatus angiebt. Die beschriebene Partie mit den spindelförmigen Zellen stößt nach hinten an die Tunica propria der Endkammer, nach vorn folgen auf sie, gänzlich unvermittelt, die blasigen Zellen des Endfadens. Bei sieben meiner Arten, nämlich bei den vier untersuchten Vertretern der Gattung Pentatoma, bei Eurygaster maurus, Aelia pallida und Corizus hyoscyami, ist der Anfangstheil des Endfadens von einer Anhäufung von Zellen umgeben, welche den Raum zwischen Peritonealüberzug und Endkammerspitze ausfüllen und letzterer in Gestalt einer Kappe aufsitzen. Bei geschlechtsreifen Thieren färben sich diese Zellen nur sehr schwach und erscheinen etwas blasig aufgetrieben (*k* in Fig. 3). Sie sind also den Zellen des Endfadens sehr ähnlich. Bei ganz jungen Thieren gleicht diese Kappe dagegen in ihrem histologischen Charakter auffallend der Spitze der Endkammer, wie ein Blick auf Fig. 4 zeigt. Höchstens färben sie sich etwas schwächer. Bei alten Thieren ist die Kappe viel flacher als bei jungen Exemplaren. Den Arten Syromastes marginatus, Pyrrhocoris apterus, Asopus bidens und Alydus calcaratus fehlt diese Zellenanhäufung um den Endfaden, eben so bei erwachsenen Exemplaren von Graphosoma nigrolineatum. Bei jungen Thieren letzterer Art ist sie dagegen interessanter Weise ganz besonders deutlich ausgebildet (Fig. 4). Ich muss sie nach ihrem ganzen histologischen Bau unbedingt für einen Theil der Endkammer selbst ansprechen, welcher bei der Bildung der Tunica propria abgekapselt wird, also außerhalb der eigentlichen Eiröhre zu liegen kommt. Sie kann sich daher auch nicht an den sich in letzterer abspielenden histologischen Vorgängen betheiligen und geht zu Grunde, wie bei Graphosoma, oder verliert wenigstens, wie bei Pentatoma und den anderen genannten Arten, ihren ursprünglichen Charakter. Ob diese Zellanhäufung oder Zellenkappe auf der Spitze der Endkammer bei Syromastes und den andern sich eben so verhaltenden Arten überhaupt fehlt, oder ob sie in noch jüngeren als in den von mir untersuchten Thieren vorhanden ist, wage ich nicht zu entscheiden. Bei Pyrrhocoris war jedenfalls auch bei einer noch recht jungen Larve nichts Derartiges zu bemerken. Bei Harpactor subapterus fehlt sowohl die Zellenkappe, als auch der von ihr umschlossene charakteristische Anfangstheil des Endfadens. Fig. 5 lässt erkennen, wie die blasigen Zellen des Endfadens direkt an die Tunica propria der Endkammer stoßen, welche auch hier eine scharfe Scheidewand zwischen Endfaden und eigentlicher Eiröhre bildet. Leider stand mir nur ein Exemplar dieser in der Umgebung von Jena seltenen Wanze zu Gebote. Harpactor subapterus zeichnet sich ferner dadurch aus, dass die Endkammer sich sehr allmählich nach vorn verjüngt.

Die eigenthümliche Beschaffenheit des Endfadens, wie ich sie bei zwölf Wanzenarten fand, ist bisher für keine Hemiptere genau beschrieben worden. Ich weiß daher nicht, wie weit ich meine Befunde verallgemeinern darf. Immerhin sprechen einige Andeutungen in der Litteratur dafür, dass auch bei anderen Wanzen der Anfang des Endfadens besonders charakterisirt ist. So beschreibt KORSCHELT (16) Querfasern an der Basis des Endfadens von Notonecta glauca, Nepa cinerea und Ranatra linearis. Auch WILL (45) giebt ganz kurz an, dass der Endfaden bei Nepa und Notonecta an seiner Basis eine etwas andere Struktur zeigt. Sollten diese »queren Faserzüge« und diese »andere Struktur« nicht vielleicht dasselbe sein, wie die quergestellten spindelförmigen Zellen meiner Darstellung? Nehme ich dazu, dass KORSCHELT die eigenthümliche Bildung des Anfangstheiles bei Pyrrhocoris, wo sie allerdings nicht sehr deutlich ist, jedenfalls übersehen hat, so scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass sie auch bei den von ihm und WILL beschriebenen Wasserwanzen vorhanden ist.

Dafür, dass auch bei anderen Insekten die Basis des Endfadens eine besondere und der von mir beschriebenen ähnliche Beschaffenheit aufweist, habe ich zwei interessante Belege in der Litteratur gefunden. So meint HEYMONS (14) für Phyllodromia germanica, es sei unwahrscheinlich, dass der Endfaden an der Produktion von Eizellen oder Epithelzellen der Eiröhre Theil nimmt, »weil seine untersten Zellen immer ihren queren Charakter behalten«. Noch besser passt zu meiner Darstellung folgende Mittheilung LEYDIG's (25) über den Endfaden von Dytiscus marginalis: »Vor der Endkammer richteten sich die Kerne quer, standen dicht gedrängt und die dazu gehörige Zellsubstanz hatte leichte Abgrenzungen angenommen, wodurch zellige Bezirke entstanden. Diese Partie hob sich scharf gegen die Endkammer ab.« Welche physiologische Bedeutung der Anfangstheil des Endfadens hat, muss ich dahin gestellt sein lassen. Sichere Auskunft darüber können wohl nur Beobachtungen am frischen Material geben. Da ich aber beim Beginn meiner Arbeit mein Hauptaugenmerk auf die Kerntheilung richtete, fielen mir die geschilderten Verhältnisse erst beim Durchmustern meiner Schnittserien im Winter auf, als es mir nicht mehr möglich war, frisches Material zu beschaffen. Ich möchte nur darauf hinweisen, dass die spindelförmigen Zellen sich bei jungen Thieren über einen größeren Bezirk des Endfadens erstrecken als bei geschlechtsreifen. Sollten wir es also vielleicht mit einem embryonalen oder wenigstens larvalen Charakter zu thun haben, der im Laufe der Entwicklung schwindet?

Über die verschiedenen Elemente des Insektenovariums ist im Laufe der Jahre eine umfangreiche Litteratur entstanden, seitdem STEIN (40) im Jahre 1847 die ersten genaueren Angaben veröffentlicht hat. Das Ergebnis der STEIN'schen Arbeit lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass nach seiner Ansicht aus einer gleichartigen Zellenmasse, sowohl Eier, als auch Dotterbildungs- oder Nährzellen hervorgehen. Diese von STEIN bei Käfern gefundenen Resultate bestätigte später LUBBOCK (26) auch für die Hemipteren. Ihm schloss sich CLAUS (4) an und erweiterte die LUBBOCK'schen Angaben noch dahin, dass auch die Zellen, welche später das Epithel der Eifollikel bilden, denselben Ursprung haben wie die Ei- und Dotterzellen. Auch WEISMANN (43) kam auf Grund embryologischer Thatsachen zu demselben Resultat. LEYDIG (24) trat dieser Anschauung mit Entschiedenheit entgegen und nahm für die Epithelzellen eine gesonderte Entstehung in Anspruch. Ungefähr gleichzeitig mit ihm hatte auch METSCHNIKOFF (30) als Resultat einer embryologischen Arbeit mitgetheilt, dass bei Cecidomyia die Epithelzellen anderen Ursprungs seien als die Nährzellen und Eizellen. Eine ganz neue Auffassung über die Eibildung bei den Insekten brachte dann WILL's Arbeit über »Bildungsgeschichte und morphologischen Werth des Eies von Nepa cinerea L. und Notonecta glauca L.« (45). WILL nimmt an, dass sowohl Nähr- als Epithelzellen innerhalb großer Kerne, die die Endkammern jugendlicher Thiere erfüllen, und die er »Ooblasten« nennt, entständen und dann durch Ruptur der Membran aus dem Kern austräten. Der zurückbleibende Theil des Ooblasten bilde dann eine neue Membran und werde zum Keimbläschen. Ganz ähnliche Vorgänge beschrieb dann SABATIER (37) für eine große Zahl von Insekten. Auch PEREZ (33) erklärte sich für die Entstehung der verschiedenen Elemente durch endogene Zellbildung. Doch weicht er von WILL und SABATIER darin ab, dass er alle drei Arten von Kernen, also auch die Keimbläschen, als Schwesterzellen in einer gemeinsamen Mutterzelle entstehen lässt. Die Membran dieser Zelle reißt dann und alle drei Kernarten werden frei. Die Ooblastentheorie WILL's, die einen im ganzen Thierreich einzig dastehenden Modus der Zellbildung behauptete, wurde sofort von WIELOWIEJSKI (44) scharf angegriffen und dann von KORSCHELT (16), der die Herkunft der die Endkammer zusammensetzenden Zellen sehr sorgfältig an vielen Insektenarten studirte, definitiv widerlegt. Seit den Untersuchungen KORSCHELT's kann die ältere, wie wir gesehen haben, zuerst von CLAUS vertretene Ansicht, dass die verschiedenen Elemente der Eiröhren: Eier, Nährzellen und Epithel aus gleichartigen indifferenten Zellen hervorgehen, welche den Inhalt jugendlicher Eikammern bilden, als allgemein angenommen betrachtet werden. Selbst LEYDIG, der Anfangs den Epithelzellen eine besondere Entstehung zuerkannte, hat in einer späteren Arbeit diese Einschränkung aufgegeben. Dagegen hat in neuerer Zeit HEYMONS (14) auf Grund embryologischer Studien über Phyllodromia germanica mitgetheilt, dass die Urgenitalzellen nur den Ei- und Nährzellen den Ursprung geben, während die Epithelzellen unabhängig von ihnen aus der Dorsalwand der Cölomsäckchen entstehen. Er hat also die alte LEYDIG'sche Ansicht wieder zur Geltung gebracht. Doch will er selbst seine Befunde nicht verallgemeinern und meint, bei höheren Insekten könnte immerhin die Differenzirung ursprünglich gleichartiger Mesodermzellen zu Ei-, Nähr- und Epithelzellen erst in sehr späten Entwicklungsstadien vor sich gehen.

Da ich nun unter meinem Material eine ganze Anzahl von Thieren mit sehr jugendlichen Eiröhren und von Pyrrhocoris auch einige Larven besitze, so habe ich auch diese Frage in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen. Ältere Ovarien sind für diese Beobachtungen ganz ungeeignet und können sehr leicht falsche Resultate veranlassen. In ganz jungen Eiröhren, die eigentlich nur aus der Endkammer bestehen, fällt vor allen Dingen auf, dass die kleinen Kerne an der Spitze einen viel größeren Bezirk einnehmen, als in den Endkammern geschlechtsreifer Thiere. Doch folgt auf sie schon eine beträchtliche Zahl vergrößerter, also bereits in Nährzellkerne umgewandelter Kerne. Auch der protoplasmatische Raum ist schon vorhanden; und in ihm trifft man bereits in Auflösung begriffene Nährzellkerne. Auch war schon bei der jüngsten untersuchten Larve ein allerdings noch im Keimlager befindliches Ei zu ansehnlicher Größe herangewachsen und durch einen dicken Dotterstrang mit dem centralen Raum der Endkammer verbunden. Zwischen den Nährzellen liegen hier und da junge Keimbläschen; ihre Zahl nimmt gegen das Keimlager hin zu. Sie heben sich scharf von den Nährzellkernen ab. Ihr Kernplasma erscheint wasserhell; das gesammte Chromatin ist im Centrum des Kernes zusammengeballt. Unter sehr starken Linsen erscheint dieser Chromatinballen als eine Anhäufung durch einander gewirrter, sehr dunkel gefärbter Fäden. Dass die beschriebenen Kerne wirklich Keimbläschen sind, geht hervor aus der Vergleichung mit den im Keimlager gelegenen Eikernen. Hier lassen sich von vorn nach hinten alle Übergänge finden von den kleinen Kernen mit sehr stark tingirtem Chromatin bis zu ansehnlichen, bereits von deutlichen Plasmahöfen umgebenen Kernen mit den blassen Chromatinschleifen, wie sie für die reifenden Eikerne der Arthropoden charakteristisch sind. Im Keimlager bilden die jüngsten Keimbläschen eine Lage am vorderen Ende (Fig. 6) direkt hinter den Nährzellen, so dass sie bloß hinten von den kleinen Zellen des Keimlagers begrenzt werden. Weiter nach hinten, eingebettet in das Keimlager, finden sich etwas ältere Stadien, die bereits von einem kleinen Plasmahof umgeben sind. Diese Höfe, wie auch die von ihnen umschlossenen Kerne selbst, nehmen an Größe rasch zu, je weiter sie von den Nährzellen entfernt liegen. Sehr bald treten sie auch durch Dotterstränge in Verbindung mit dem centralen, protoplasmatischen Raum der Endkammer. Die im vorderen Abschnitt der Endkammer gelegenen Keimbläschen sind zweifellos, wie die meisten Autoren annehmen, gleichen Ursprungs wie die Nährzellkerne. Das ist ja bereits durch embryologische Befunde direkt festgestellt. Dagegen glaube ich, dass die im Keimlager befindlichen Eikerne nicht an ihrer Ursprungsstelle liegen. Ich nehme vielmehr an, dass auch sie sich im vorderen Theil der Endkammer aus indifferenten Kernen herausdifferenzirt haben und erst nachträglich in das Keimlager hinabgewandert sind. Denn die jüngsten Eikerne im Keimlager liegen jedes Mal an der Spitze derselben, oder richtiger an der Grenze zwischen Keimlager und Nährzellen (Fig. 6). Die bereits rings von den kleinen Zellen des Keimlagers umgebenen Keimbläschen besitzen dagegen immer schon einen deutlichen Protoplasmahof, erweisen sich also als weiter entwickelt. Besäßen nun die kleinen Kerne des Keimlagers eben so wie die Nährzellkerne die Fähigkeit, sich in Keimbläschen umzuwandeln, so müsste man doch annehmen, dass auch hier und da im Keimlager ganz junge Eikerne anzutreffen sind. Dieses ist aber, wie gesagt, nicht der Fall, sondern je weiter nach hinten die Keimbläschen gelegen sind, um so größer und weiter vorgeschritten in der Entwicklung sind sie. Ich glaube daher, dass die kleinen Zellen des Keimlagers lediglich das Epithel der Follikel zu liefern haben. Ich schließe mich also der älteren LEYDIG'schen Ansicht an, dass die Epithelzellen anderen Ursprungs sind, wie die Ei- und Nährzellen. Ich bin desshalb auch nicht ganz mit HEYMONS (14) einverstanden, wenn er die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Embryonalentwicklung von Phyllodromia auf die Orthopteren beschränkt und meint, dass für höhere Insekten ein gleichartiger Ursprung der drei Zellarten angenommen werden müsse. Auch hat ja bereits METSCHNIKOFF (30) gezeigt, dass bei Cecidomyia, also einer Diptere, den Epithelzellen eine besondere Entstehung zukommt. Mit KORSCHELT (16) kann ich ebenfalls nur in so fern übereinstimmen, dass Nähr- und Eizellen einerlei Ursprungs sind, dagegen muss ich ihm, wie gesagt, widersprechen, wenn er meint, dass die Eikerne bei den Wanzen aus den am Grunde der Endkammer angehäuften kleinen Kernen hervorgehen. KORSCHELT ist zu diesem Ergebnis wohl nur gekommen, weil er keine genügend jungen Stadien besaß, und desshalb die Keimbläschen immer nur im Keimlager und nie im vorderen Abschnitt der Endkammer antraf.

Mit der Ausbildung der drei mehrfach genannten Zellarten ist aber die Differenzirung der verschiedenen das Ovarium zusammensetzenden Elemente noch nicht vollendet. Sowohl unter den Nährzellen, als auch unter den Follikelzellen macht sich noch eine weitere Arbeitstheilung geltend. Nicht alle Nährzellen machen die charakteristischen Veränderungen durch, welche in dem Abschnitt über Amitose genauer besprochen werden sollen, und welche die schließliche

Auflösung derselben zu Nährsubstanzen für die reifenden Eier herbeiführen. Ein Theil derselben, und zwar die an der Peripherie gelegenen, erleiden dagegen eine ganz andere Umwandlung, und haben auch eine wesentlich andere Funktion als ihre Schwesterzellen. Sie ordnen sich nämlich zu einem den vorderen Abschnitt der Endkammer umgebenden Epithel an. Ein solches ist zuerst von HUXLEY (15) für die kleine Nährkammer der Aphiden beschrieben worden. Nach SCHNEIDER (38), den ich nach KORSCHELT citire, soll die Endkammer verschiedener Insekten aus einer dünnen Epithellage und den Dotterzellen bestehen. KORSCHELT (16) findet bei den von ihm untersuchten Hemipteren, dass die Wand der ganzen Endkammer mit flachen, jugendlichen Kernen besetzt ist, die unmittelbar unter der Tunica propria liegen. Bei Ranatra lagern sich diese Kerne an der Spitze der Endkammer in Art eines zweischichtigen Epithels, das sich nach unten zu in eine einfache Lage weiter aus einander liegender Kerne fortsetzt. Jedenfalls aber beschreibt und zeichnet KORSCHELT immer nur Lagen von Kernen ohne Zellgrenzen und kein eigentliches Epithel. So wie KORSCHELT es darstellt, liegen die Verhältnisse bei den von mir untersuchten Hemipteren nur in ganz jungen Stadien. Fig. 4 zum Beispiel stimmt in dieser Beziehung vollkommen mit den KORSCHELT'schen Abbildungen überein. Später aber ändert sich das Bild wesentlich. Die Kerne haben sich mit distinkten Plasmahöfen umgeben, die durch deutliche Zellgrenzen von einander geschieden sind. Die Außenwand der Endkammer wird jetzt also durch ein sehr deutliches, ganz dünnes Plattenepithel gebildet. Dieses Epithel gleicht vollkommen dem von HUXLEY (15) Taf. 36, Fig. 1 abgebildeten von Aphis Pelargonii. Nur am Gipfel der Endkammer, also dort, wo sie an den Endfaden stößt, besteht das Epithel aus hohen Cylinderzellen. Hier liegen die Zellen also viel dichter. Gleichzeitig mit der definitiven Ausbildung des Epithels ist noch eine andere Veränderung an den wandständigen Kernen aufgetreten. Sie haben ihre Färbbarkeit stark eingebüßt und tingiren sich nur noch ganz schwach; ihr Zellplasma ist sogar ganz wasserhell geworden. Solche Epithelzellen sind auf Figg. 36 und 37 und für die Spitze der Endkammer auf Fig. 5 dargestellt. Bei noch älteren Ovarien macht sich dann noch eine interessante Veränderung geltend. In dem größten Theil der Eikammer verschwindet das Epithel wieder, und nur an der Spitze bleiben die Cylinderzellen erhalten (Fig. 2 und 3). Solche Stadien haben offenbar WILL (45) vorgelegen, wie aus folgender Stelle hervorgeht: »Die der Insertionsstelle des Endfadens benachbarten Kerne haben um sich einen Zellleib von eben so glashellem Protoplasma abgegrenzt und lagern sich an der Oberfläche des spitzen Endfachendes in der Art eines Epithels an einander.« Man könnte nun vielleicht auf den Gedanken kommen, die Kerne und das Plasma der Epithelzellen hätten wieder ihre frühere Beschaffenheit angenommen und die Zellgrenzen seien wieder verschwunden. Doch glaube ich vielmehr, dass die Epithelzellen wirklich zu Grunde gegangen sind. Jedenfalls hatte ich auf meinen Präparaten oft den Eindruck, als ob zwischen der Tunica propria und den Nährzellkernen noch die leeren Räume zu bemerken wären, in denen früher die Epithelzellen lagen. Letztere haben eben ihre Pflicht erfüllt und sind zu Grunde gegangen. Damit komme ich auf die physiologische Bedeutung dieses Epithels. Ich glaube nämlich, dass es die Matrix der Tunica propria darstellt. Dafür spricht besonders Folgendes. Auf meinen Schnitten ist es mir oft passirt, dass die Tunica propria sich von der Endkammer loslöst. In allen solchen Fällen aber ist ohne Ausnahme das Epithel an der Tunica propria hängen geblieben. Es wird hier also eine Arbeitstheilung eingetreten sein, indem einige Nährzellen die eben genannte Funktion übernommen und bei deren Ausübung ihren histologischen Charakter vollkommen verändert haben. Merkwürdig bleibt es, dass an der Spitze der Endkammer die Epithelzellen so viel länger erhalten bleiben. Vielleicht ist hier die Tunica propria besonders stark und dauert daher ihre vollkommene Ausbildung länger. Hier betheiligen sich ja auch auf demselben Raum mehr Zellen an diesem Geschäft als in der übrigen Endkammer.

Auch von den Zellen des Keimlagers nimmt ein Theil frühzeitig eine besondere Beschaffenheit an. Zwischen den einzelnen hinter einander liegenden Keimbläschen liegen Gruppen von Zellen, welche durch langgestreckte spindelförmige Gestalt auffallen. Durch diese Zellgruppen hindurch treten die Dotterstränge an die Keimbläschen heran. Wenn das junge Ei in die eigentliche Eiröhre hinabrückt, umgeben von einer mehrschichtigen Zelllage, die seinen Follikel zu bilden hat, werden die spindelförmigen Zellen mitgenommen und bilden die von Korschelt (18) beschriebenen Scheidewände zwischen je zwei Eikammern. Die Zellen strecken sich dabei immer mehr in die Länge und nehmen schließlich einen bindegewebigen Charakter an. Ein Vergleich der Figg. 7, 8 und 9, welche die Scheidewände an drei verschieden alten Eikammern von Syromastes marginatus darstellen, zeigt die Veränderungen, die diese Gewebstheile im Laufe der Entwicklung erleiden. Anfangs sind die Scheidewände noch vom Dotterstrang des nächstfolgenden Eies durchbohrt (Fig. 7). Nach dem Obliteriren der Dotterstränge lassen sich an den Scheidewänden noch ihre früheren Durchgangswege erkennen, indem hier das Gewebe eine lockerere Beschaffenheit zeigt. Die Scheidewände sind bei meinen Arten nur kurz, am längsten noch bei Syromastes marginatus; sie erreichen nie die bedeutende Länge, welche ihnen bei einigen von KORSCHELT untersuchten Wanzen zukommt.

Wie die Entstehung, so ist auch die physiologische Bedeutung und das spätere Schicksal der Nährzellen und Follikelzellen verschieden. Die Nährzellen verfallen einer vollständigen Auflösung, und ihre Zerfallsprodukte bilden den protoplasmatischen Raum der Endkammer. Dieser zeigt eine schon oft beschriebene eigenthümlich streifige, oder fibrilläre Struktur, über deren Aussehen v. WIELOWIEJSKI ganz treffend bemerkt: »Man könnte dieselben bisweilen mit den Faserzügen der Insektenganglien verwechseln.« Aus dem centralen Raum der Endkammer treten die Dotterstränge an die jungen Keimbläschen. Diese Stränge durchsetzen auch noch das Epithel jüngerer Eikammern; besonders weit in die Eiröhre hinab reichen sie bei Pyrrhocoris apterus. Auch auf die Dotterstränge setzen sich die fibrillären Züge des centralen Theiles der Endkammer fort. Ich denke mir die Entstehung der eigenthümlichen streifigen Struktur folgendermaßen: Wir haben uns die Endkammer vorzustellen als erfüllt mit einer halbflüssigen, aus den zerfallenen Nährzellen gebildeten Substanz, welche dazu bestimmt ist, den jungen Eiern als Nährmaterial zu dienen, und ihnen die für die Bildung des Nahrungsdotters nöthigen Stoffe zu liefern. Die Substanz ist daher in einer regen Strömung gegen das Keimlager hin begriffen. In dieser fließenden Masse mögen nun aber auch Partikel von zäherer Konsistenz vorhanden sein, die noch nicht völlig verflüssigt sind. Diese Partikel werden, von der Strömung ergriffen, zu ganz langen Fäden ausgezogen und erzeugen so das fibrilläre Aussehen, das sich auch auf die Dotterstränge erstreckt und erst aufhört, wo letztere in die zugehörigen Eier eintreten, also wo die fließende Bewegung zur Ruhe kommt. Verfehlt scheint mir die Auffassung v. WIELOWIEJSKI's. Dieser Autor meint (44), die jungen Eizellen trieben Ausläufer nach oben in die Endkammer, »wo sie die beschriebene helle faserige Substanz ausmachen, welche somit gar nichts Anderes darstellt, als einen Komplex dieser Ausläufer einzelner Eizellen — dieser sonst bei Aphiden bekannten Dottergänge —, deren jeder an seinem dem Ei entgegengesetzten Ende pinselförmig zerfasert wird und auf diese Weise zwischen den Elementen der Endkammer Wurzel schlägt«. Dieser Ansicht widersprechen vollkommen die Verhältnisse bei jungen Eiröhren. Denn man findet auch bei Larven schon den fibrillär gestreiften centralen Raum in größerer Ausdehnung, wenn erst ganz wenige Keimbläschen Dotterstränge besitzen, und auch diese nur ganz dünne. Diese schwachen Stränge können aber unmöglich in der von v. Wielowiejski angegebenen Weise die umfangreichen Faserzüge des centralen Raumes gebildet haben. Eigenthümlich ist es, dass in der Endkammer von Notonecta glauca nach Korschelt (16) die fibrilläre Struktur fehlt; vielleicht ist bei dieser Wasserwanze die Nährsubstanz im protoplasmatischen Raum besonders dünnflüssig.

Während also die Nährzellen einer vollkommenen Auflösung verfallen und ihr gesammtes Material an die reifenden Eizellen abgeben, fällt den Follikelzellen vielmehr vornehmlich die Aufgabe zu, die Eischale zu bilden. Vor der Bildung des Chorions betheiligt sich aber auch das Follikelepithel an der Produktion von Dotter; nur geschieht dieses im Gegensatz zu den Nährzellen auf sekretorischem Wege. Diese Thätigkeit jüngerer Follikelzellen ist schon von Stein (40) richtig erkannt worden, und durch die Untersuchungen Brandt's (3), Korschelt's (19) und de Bruyne's (8) gegen jeden Zweifel sichergestellt. Meine Ergebnisse stimmen in dieser Hinsicht vollkommen mit denen der Korschelt'schen Arbeit überein. Auch glaube ich, wie Korschelt, dass der Eikern selbst bei der Umwandlung der von den Nähr- und Epithelzellen gelieferten Substanz in Dotter eine wichtige Rolle spielt. Dagegen möchte ich ihm doch nicht eine so große Aktivität zuschreiben, wie es de Bruyne thut. Nach diesem Forscher soll der Dotter des jungen Eies Pseudopodien — grossiers lobopodes — nach der Richtung der Endkammer aussenden und wie eine Amöbe die Nährzellen umfassen. Die Eizelle verhält sich also, wie de Bruyne erklärt, wie eine echte Phagocyte. An dem Ausstrecken der Pseudopodien betheiligt sich auch das Keimbläschen und umfasst seinerseits die Kerne der Nährzellen. De Bruyne macht ferner darauf aufmerksam, dass die jungen Keimbläschen durch ihren geringen Gehalt an Chromatin auffallen. Später sollen sie sich damit bis zum Überfluss bereichern und zwar durch Absorption des Chromatins der Nährzellkerne. Auch Follikelzellen sollen sich auflösen und dem Ei zur Nahrung dienen. Sie fließen nach de Bruyne in das Ei; ihr Cytoplasma verschmilzt schnell mit dem Dotter, während die Kerne noch lange erkennbar bleiben, schließlich aber von dem amöboiden Keimbläschen umfasst und in das Innere desselben aufgenommen werden. Ganz klar ausgeprägt fand de Bruyne diese eigenthümlichen Vorgänge unter den vielen von ihm untersuchten Insekten nur selten, siebenmal bei Dytiscus und einmal bei einem Carabus. Meist bemerkte er, dass eine Anzahl Kerne in das Ei eintreten und sich dort langsam auflösen, wobei ihr Chromatin in den Dotter diffundirt und ganz fein vertheilt in das Keimbläschen gelangt. De Bruyne nennt die beschriebene Thätigkeit des Keimbläschens »Caryophagie« und bezeichnet den Eikern selbst in Folge dessen als »Phagocaryon«.

Nun sind ja die Kerne der Insekteneier, wie die Beobachtungen Brandt's (3), Leydig's (25) und Korschelt's (19) beweisen, allerdings amöboid beweglich. Auch auf Schnittserien lässt sich dieses aus ihrer wechselnden Lage, bald im Centrum, bald an der Peripherie des Eies, schließen. Eben so sprechen die oft undeutlichen, wie aufgelöst erscheinenden Kontouren der Keimbläschen dafür. Doch glaube ich, dass die von de Bruyne beobachteten Fälle eine abnorm gesteigerte Thätigkeit des Eikernes anzeigen. Die großen gegen die Endkammer gerichteten Pseudopodien des Eiplasmas scheinen mir dagegen nichts Anderes zu sein als die Dotterstränge, die, wie wir gesehen haben, aus den zerfallenden Nährzellen entstehen. Was mir aber am meisten an der Auffassung de Bruyne's missfällt, ist die scharfe Sonderung zwischen Kern und Plasma, also die Annahme, dass das Keimbläschen nur das Chromatin zerfallender Kerne aufnehme. Mir erscheint diese Sonderung zu schematisch, als dass ich sie für natürlich halten könnte. Wir müssen uns doch das Keimbläschen als lebendigen, mit einem Stoffwechsel begabten Organismus vorstellen und ihm daher auch die Fähigkeit zusprechen, die für seine Erhaltung wichtigen Baustoffe durch chemische Umwandlung aus verschiedenartigem Material seiner Umgebung zu gewinnen, wie es doch auch die Kerne aller Gewebszellen thun. Dass ab und zu, wie es de Bruyne angiebt, auch eine Epithelzelle ihren gesammten Inhalt an das Ei abgiebt, halte ich für sehr wahrscheinlich. Zwar habe ich den Vorgang nie direkt beobachten können. Ich fand aber oft im Epithel einzelne verkümmerte Zellen, die ganz schmal geworden waren und sich stark und diffus färbten. Ganz ähnliche Zellen bildet Blochmann (2) aus dem Follikelepithel von Ameisen und Wespen ab. Die Hauptmasse der Epithelzellen aber bleibt erhalten und bildet später die Eischale.

Über das Austreten der reifen Eier aus der Eiröhre habe ich auch einige Beobachtungen machen können. Dieses verläuft bei allen von mir darauf untersuchten Arten sehr übereinstimmend. Bei jungen Eiröhren ist das unterste Ende durch eine auch von Korschelt beobachtete, vom Eiröhrenstiel gebildete Kuppel abgeschlossen. Diese Kuppel ist bei Pyrrhocoris apterus sehr voluminös, bei allen anderen Wanzen bildet sie nur eine einschichtige Zelllage. Wenn das erste reife Ei in die Leitungswege übertritt, wird dieser Abschluss natürlich durchbrochen. Dass er sich später, wie Korschelt (18) und Preusse (34) angeben, regenerirt, ist bei meinem Material sicher nicht der Fall. Der Verschluss älterer Eiröhren wird sicher nur durch die entleerten Follikel der ausgetretenen Eier gebildet. Bevor das Ei seinen Follikel verlässt, durchbricht es natürlich auch seine Scheidewand. Nach dem Austritt des Eies fällt der Follikel zusammen, und sehr bald machen sich an ihm Degenerationserscheinungen geltend. Auf Fig. 9 ist ein noch sehr frischer Follikel dargestellt, der eben erst vom Ei verlassen worden ist. Hinter ihm bemerkt man aber auch noch die zerfallenden, aber noch deutlich erkennbaren Reste des nächst älteren Eifollikels. An diesem ist auch noch die Scheidewand zu sehen, während sie an dem jüngeren auf diesem Schnitt fehlt. Die Serie, welcher die Fig. 9 entnommen ist, ist auch für eine weitere Frage entscheidend. Korschelt fand es nämlich sonderbar, dass im untersten Theil der Eiröhre, da wo der Austritt der Eier aus der eigentlichen Eiröhre stattgefunden hat, nicht zwischen je zwei ausgetretenen Eiern eine entleerte Eikammer läge. Er glaubt daher annehmen zu müssen, dass das austretende Ei an der nächst älteren, bereits entleerten Eikammer vorbeigleitet. Fig. 9 und die dazu gehörige Schnittserie, die ich einem besonders glücklichen Zufall verdanke, zeigen deutlich, dass sich die Sache etwas anders verhält. Das austretende Ei gleitet nicht an dem nächst älteren Follikel vorbei, sondern es durchbricht ihn und drängt seine Reste nach den Seiten aus einander, so dass sie einen Ring um den hinteren Theil des jüngeren leeren Follikels bilden. Wenn auch in diesem die Auflösung beginnt, verschmelzen beide Follikel zu einem umfangreichen Corpus luteum, wie es schon Korschelt beschrieben hat. Die Darstellung des Schicksals der leeren Eikammern gilt für alle von mir untersuchten Arten, mit einziger Ausnahme von Pyrrhocoris apterus, bei welcher, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden wird, von einem leeren Follikel überhaupt nicht die Rede sein kann.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über Entstehung, physiologische Bedeutung und spätere Schicksale der einzelnen Zellelemente des Ovariums von dreizehn Hemipteren lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen: Der Endfaden ist von Anfang an von der eigentlichen Eiröhre getrennt und hat einen anderen histologischen Charakter als die Endkammer. Sein Anfangstheil zeichnet sich (mit Ausnahme von Harpactor subapterus) durch quer gestellte spindelförmige Zellen aus.

Ei- und Nährzellen entstehen gemeinsam aus gleichartigen indifferenten Zellen des vorderen Theiles der Endkammer. Ein Theil dieser Zellen wandelt sich zu einem flachen Plattenepithel um, welches die Tunica propria der Endkammer ausscheidet.

Die Follikelzellen entstehen im hinteren Theil der Endkammer, dem Keimlager; ein Theil von ihnen nimmt bindegewebigen Charakter an und bildet die Scheidewände der Eikammern.

Die Nährzellen unterliegen vollständiger Auflösung. Aus ihren Zerfallsprodukten geht der centrale protoplasmatische Raum der Endkammer mit seiner durch Strömung bedingten fibrillären Struktur hervor, dessen Inhalt vermittels der Dotterstränge in die Eier übertritt und ihnen so Nährmittel zuführt.

Bevor die Follikelzellen ihre eigentliche Thätigkeit, die Bildung der Eischale beginnen, liefern auch sie Dottersubstanz für die reifenden Eier, aber durch Sekretion, wobei die Zelle in ihrem Bestande erhalten bleibt, wenn auch einige wenige Follikelzellen zu degeneriren und ihr gesammtes Material an die Eizelle abzugeben scheinen.

Die junge Eiröhre wird hinten durch einen kuppelförmigen Abschluss des Eiröhrenstieles begrenzt. Das austretende Ei durchbricht die Scheidewand seines Follikels und den kuppelförmigen Abschluss. Letzterer regenerirt sich nicht wieder.

Das reife Ei gleitet an dem nächst älteren Follikel nicht vorbei, sondern durchbricht ihn. Die sich auflösenden Follikel verschmelzen zu einem gemeinsamen Corpus luteum.

II. Die Bildung der Eihüllen.

Nachdem das junge Ei das Keimlager verlassen hat und in die Eiröhre hinabgewandert ist, beginnt allmählich die Bildung der Eihüllen. Als erste entsteht bei den meisten Insekten die Dotterhaut. Das Vorhandensein einer solchen ist zuerst ziemlich gleichzeitig von Leuckart (23) und Meissner (29) sicher erkannt worden. Weismann (43) hat dann als Erster auch ihre Entstehung beobachtet und gefunden, dass sie eine erhärtete Rindenschicht des Dotters selbst ist. Diese Angabe Weismann's ist später von Ludwig (27) und Korschelt (17) für eine große Zahl von Insekten bestätigt worden. Ich habe die Bildung der Dotterhaut bei folgenden Arten beobachten können: Pentatoma baccarum, nigricorne und dissimile, Syromastes marginatus, Alydus calcaratus, Asopus bidens, Graphosoma nigrolineatum. Sie geht lange vor Beginn der Chorionbildung vor sich, und zwar bei allen genannten Thieren in übereinstimmender Weise, als Erhärtung der Rindenschicht des Dotters. Doch scheint es mir keineswegs ausgeschlossen zu sein, dass bei diesem Process auch die Follikelzellen eine Rolle spielen. Jedenfalls ist gerade zu Beginn der Dotterhautbildung der Kontakt zwischen Dotter und Epithel ein äußerst inniger. Dieses geht daraus hervor, dass auf meinen Präparaten, wenn der Dotter durch die Konservirung etwas geschrumpft erschien, die Membranen der Follikelzellen stets von ihren Zellen abgerissen und am Dotter hängen geblieben waren.

Bei Pyrrhocoris apterus geschieht die Bildung der Dotterhaut sehr spät, erst nachdem das Chorion gebildet worden ist. Diese Beobachtung hat bereits Korschelt (17) gemacht, und ich kann sie vollkommen bestätigen. An den ältesten mir zur Verfügung stehenden Eiröhren der Feuerwanze, die schon ein stark entwickeltes Chorion aufwiesen, konnte ich noch keine Andeutung für den Beginn der Dotterhautbildung wahrnehmen. Eine ähnlich späte Entstehung der Dotterhaut hat Korschelt noch bei Vespa germanica, Musca vomitoria und Gomphocerus dorsatus beobachtet. Jedenfalls ist sie aber eine seltene Erscheinung und bei der Mehrzahl der Insekten ist die Dotterhaut bereits fertig, wenn sich die ersten Anzeichen der Chorionbildung geltend machen.

Die Bildung des Chorions ist schon von verschiedenen Autoren für eine große Zahl von Insekten untersucht worden. Meine Beobachtungen über diesen Gegenstand erstrecken sich auf Pentatoma baccarum, nigricorne, dissimile, Asopus bidens, Alydus calcaratus und Pyrrhocoris apterus. Mit Ausnahme der Feuerwanze, die desshalb besonders abgehandelt werden soll, zeigt sich bei den von mir untersuchten Arten große Übereinstimmung. Das Chorion entsteht als cuticulare Absonderung an der Innenfläche der Follikelzellen. Es weist deutlich zwei Schichten auf. Die innere ist porös, die äußere, die später abgeschieden wird, dagegen ganz homogen. Die innere Schicht, das Endochorion der Autoren, behält ihre Tinktionsfähigkeit noch, wenn das Exochorion sie schon längst verloren hat und glänzend gelb erscheint. Bei Asopus bidens zeigt das Endochorion noch eine größere Zahl besonders großer Poren. Diese wölben die Schale etwas nach innen vor. Sie sind theils gerade (Fig. 71), theils gebogen (Fig. 72) und verlaufen dann eine kleine Strecke parallel zur Oberfläche des Endochorions. Manchmal treten an einem Punkte der Oberfläche mehrere solcher Kanäle (Fig. 73) in das Innere des Endochorions ein. Eine innere Mündung habe ich trotz eifrigen Suchens nie entdecken können. Das Exochorion zieht später lückenlos über diese Vertiefungen der inneren Schalenschicht hinweg. Sie stehen also mit der Außenluft nicht in Berührung, mögen aber innere Lufträume des Chorions bilden, wie sie Korschelt (17) für verschiedene Insekten beschrieben hat. Die Bildung des Chorions beginnt zuerst am hinteren Eipol und an einer den vorderen Pol des Eies umgebenden Zone. Diese beiden Stellen zeigen auch später eine starke Verdickung des Endochorions. Die vordere verdickte Zone gehört am fertigen Ei dem Deckel desselben an. Da die Verdickung aber nicht das ganze vordere Ende der Eischale betrifft, sondern am Eipole selbst ausbleibt, so hat hier der Deckel eine dünnere Stelle. Vielleicht liegen hier die Mikropylen. Das Exochorion wird, wie erwähnt, erst später abgeschieden. Am frühesten zeigt es sich am Hinterrande des Deckels. Hier ist die äußere Schicht des Chorions schon gebildet, während am ganzen übrigen Ei erst das Endochorion zu bemerken ist. Durch die frühe Bildung des Exochorions bleibt an dieser Stelle das Endochorion natürlich sehr dünn. Es wird so rings um den Deckel eine Art Falz gebildet. Diese Einrichtung erleichtert jedenfalls das Aufklappen des Deckels beim Ausschlüpfen der jungen Larve. Die Figg. 11, 12 und 13 sollen diese Verhältnisse erläutern. Bei Pentatoma (Fig. 11) sieht man den bereits mit seinem Exochorion versehenen Falz nach vorn und hinten an das Endochorion der übrigen Eischale stoßen. Bei Asopus (Fig. 12) schieben sich von dem Falz aus Fortsätze homogenen Chitins in das Endochorion der benachbarten Theile der Eischale hinein. Wenn auch an den übrigen Theilen des Eies das Exochorion gebildet worden ist, verschmilzt es mit dem des Falzes. Doch bildet dieser noch immer eine dünne Zone, da hier ja durch die frühzeitige Ausbildung der äußeren Schicht das Endochorion sehr dünn geblieben ist (Fig. 13). Einen ähnlichen Falz am Hinterrande des Deckels hat auch LEUCKART (23) für verschiedene Wanzeneier beschrieben. Doch scheinen mir seine Angaben über die Bildung des Deckelfalzes irrig. Er sagt nämlich: »Der Deckel entsteht nach meinen Beobachtungen erst dadurch, dass in bestimmter Entfernung von dem vorderen Eipole eine ringförmige Furche auftritt, die immer mehr in die Tiefe greift und endlich fast vollkommen bis auf die Dotterhaut durchschneidet.«

Die Schale der meisten Insekteneier ist bekanntlich durch mannigfache Skulpturen ausgezeichnet. Einem weit verbreiteten Typus gehören die Chorionverzierungen von Alydus calcaratus an. Sie bestehen in leistenförmigen Erhebungen, die mit einander polygonale, sechseckige Felder umgrenzen. Die Leisten entstehen einfach dadurch, dass die Chitinabsonderung nicht auf die Innenflächen der Epithelzellen beschränkt bleibt, sondern sich auch auf die Seitenflächen erstreckt (Fig. 14). Auf diese Weise lassen die von den Leisten umgrenzten Felder auch auf der fertigen Eischale noch die Formen der Zellen erkennen, welche die Schale abgeschieden haben. An der Bildung der Leisten betheiligt sich das Endochorion nicht. Ganz ähnliche leistenförmige Erhebungen des Chorions bildet KORSCHELT zum Beispiel für Bombus terrestris, Bombus lapidarius und einen Käfer Lycus aurora (17, Taf. XXXV, Figg. 55, 56, 42) ab.

Bei Asopus bidens zeigt die Eischale statt der Leisten Erhebungen in Gestalt von rundlichen Buckeln (Fig. 10). Diese werden erst sehr spät gebildet. Ich habe sie immer erst an der Schale fertiger, bereits in die Leitungswege hinabgeglittener Eier angetroffen.

Wieder anders sind die Verzierungen der Eischale in der Gattung Pentatoma gestaltet. Bei Pentatoma dissimile und baccarum ist das ganze Chorion besetzt mit haarförmigen Fortsätzen. Diese haben recht mannigfache Formen. Theils endigen sie spitz, oder verjüngen sich wenigstens nach dem oberen Ende. Theils sind sie oben dagegen verdickt. Auch ihre Größe ist recht verschieden, wie die Figg. 15 und 16 zeigen. An ihrem unteren Ende sind sie meist etwas verbreitert. Auch die Eier von Pentatoma nigricorne tragen einen ähnlichen Besatz von Fortsätzen des Exochorions (Fig. 17). Nur sind sie bei dieser Art viel größer. Es lassen sich besonders zwei Typen unterscheiden, schlanke, haarförmige Fortsätze, die am oberen Ende nur wenig verdickt sind, und gedrungene, viel dickere Zapfen, die oben stark keulenförmig anschwellen. Das verdickte Ende sämmtlicher Fortsätze hat eine rauhe, höckerige Oberfläche, die bei den dicken Zapfen noch kleine leistenförmige Erhebungen tragen kann. Hier und da gabelt sich auch ein Haar an seinem oberen Ende. Die Zapfen und Haare stehen viel weiter von einander entfernt als die entsprechenden Gebilde von Pentatoma baccarum und dissimile. Die Zwischenräume sind ausgefüllt von sehr kleinen, spitzen, dicht gedrängt stehenden Haaren. Das untere Ende aller dieser Zapfen und Haare der Pentatoma-Eier ist etwas verbreitert. Ganz ähnliche Zapfen und Haare beschreibt Landois (21) von den Eiern der Bettwanze. Er sagt von ihnen, sie seien »spitz, zitzenförmig, mitunter mit kernartigem Punkt in der Mitte oder kleinen Nebenhöckerchen am freien Rande«. Doch fehlen sie bei Acanthias lectularia auf dem Deckel, während sie bei Pentatoma die ganze Eischale bedecken. Während nun die Leisten auf dem Chorion von Alydus calcaratus und vielen anderen Insekten vollkommen mit dem übrigen Chorion verschmolzen sind, zeigen die erwähnten Haare und Zapfen immer einen deutlichen Kontour gegen die Eischale selbst. Sie entstehen in größerer Zahl an den seitlichen Berührungsflächen zweier benachbarter Zellen. Von der Fläche betrachtet sieht man sie daher in Reihen stehen, welche mit einander polygonale, meist sechseckige Felder einschließen. Es ist also auch hier die Form der Zellen des Follikelepithels am fertigen Ei noch deutlich zu erkennen. Die Bildung der Schalenverzierungen ist also bei Alydus und Pentatoma im Grunde eine ähnliche. Der Unterschied besteht nur darin, dass bei Alydus die Absonderung von Chitinsubstanz an der gesammten Berührungsfläche benachbarter Zellen vor sich geht, bei Pentatoma dagegen auf bestimmte, in ziemlich regelmäßigen Abständen liegende Stellen beschränkt bleibt. Außerdem entstehen die Haare nicht gleichzeitig mit dem Chorion, wie die Leisten von Alydus, sondern sie werden erst später gebildet und sitzen daher der Eischale als selbständige Gebilde auf, ohne mit ihr zu verschmelzen.

Wenn das Chorion fertig ist, erhält das Ei noch eine schleim- oder eiweißartige Hülle. Über ihre Herkunft hat Ludwig (27) die ersten Angaben gemacht. Er meint, Tunica propria und Follikelepithel lösen sich auf und bilden den eiweißartigen Überzug über das Ei. Nach ihm hat sich Ayers (1) dafür ausgesprochen, dass das Ei der Orthopteren seine Schleimhülle erst in der Vagina erhalte. Für Pentatoma kann ich mit vollster Sicherheit angeben, dass auch diese letzte Schutzhülle vom Follikel, und zwar bereits vor dem Austritt des Eies aus demselben geliefert wird. Bei allen drei Arten war deutlich zu erkennen, dass das noch im Follikel liegende Ei bereits von der schleim- oder eiweißartigen Hülle bedeckt wird (Fig. 16). Auch für Asopus bidens scheint mir die Entstehung dieselbe zu sein. An einem Ei, das, wie die Gestalt und der Erhaltungszustand des Follikels zeigen, eben erst in den Eiröhrenstiel übergetreten war, war die Schleimhülle schon in voller Ausbildung vorhanden (Fig. 9). Ob die Substanz der Hülle Schleim oder Eiweiß ist, lässt sich unter dem Mikroskop natürlich nicht entscheiden. Sie färbt sich, besonders bei Asopus, sehr stark mit Hämatoxylin.

Eine wesentlich andere Bildung des Chorions als die bisher besprochenen Arten, weist Pyrrhocoris apterus auf. In einem gewissen Stadium platten sich die Epithelzellen stark ab. Die Kerne, die früher (Figg. 65 und 66) eine mehr oder weniger rundliche Gestalt hatten, werden ebenfalls viel flacher und zeigen jetzt gestreckte, lanzettliche Querschnitte (Fig. 18). Man kann jetzt nur selten beide Kerne einer Zelle auf einem Schnitt erhalten. Denn während die Kerne früher hinter einander lagen, liegen sie jetzt oft neben einander. Daher kann es leicht kommen, dass das Messer zwischen beiden hindurchgeht oder nur einen trifft. Doch zeigen die Figg. 18 und 19, dass auch jetzt noch die Zellen zwei Kerne haben. Gleichzeitig mit der Abplattung ändern die Epithelzellen auch ihre Farbe. Während sie bisher fast farblos waren und nur die Kerne sich etwas stärker färbten, erscheinen die Zellen jetzt braun und die Kerne dunkelblau. Auf dem in Fig. 19 dargestellten Stadium sind die Zellen noch flacher geworden, und die Kerne sind noch dunkler tingirt. Die braune Farbe des Zellplasmas ist an der Außenwand des Epithels heller, mehr gelblich. Die Zellgrenzen sind sehr undeutlich. Ganz verschwunden sind sie bei den ältesten von mir untersuchten Eiern. Bei diesen ist das Epithel zu einer ganz platten Lage geworden. Die Kerne sind in spitze Enden ausgezogen, die sich fast berühren (Fig. 20). Der nach innen von den Kernen gelegene Theil der Zelle hat noch den früheren braunen Farbton, der äußere dagegen ist hellgelb, gleicht in der Farbe also dem Chitin des Exochorions der übrigen Wanzen. Jetzt finden sich nie mehr zwei Kerne in einer Zelle. Sie sind offenbar zu einem verschmolzen. Wie diese Verschmelzung vor sich geht, kann man sehr schön auf Flächenbildern sehen (Fig. 21). Wenn das Epithel auf der letzten beschriebenen Entwicklungsstufe angelangt ist, bricht es beim Schneiden ganz wie Chitin. Dieses Verhalten, wie auch die Farbe schließen jeden Zweifel darüber aus, dass das gesammte Protoplasma eine Umwandlung in Chitin erlitten hat. Das Chorion von Pyrrhocoris apterus entsteht also nicht wie bei den übrigen Wanzen und vielen anderen Insekten als cuticulare Abscheidung, sondern die Zellen verschmelzen mit einander und bilden selbst das Chorion, indem sie zu Chitin erhärten. Meine Präparate lassen keinen anderen Schluss zu, obgleich ich mich hierin in striktem Widerspruch zu KORSCHELT's (17) Beobachtungen befinde. Dieser Forscher, der die Bildung der Eihüllen bei einer großen Anzahl von Insekten untersucht hat, beschreibt nämlich die Entstehung des Chorions der Feuerwanze folgendermaßen: »Die erste Anlage des Chorions erscheint als heller Saum an den noch gewölbten Epithelzellen. Später wird deren Oberfläche eben; das Chorion nimmt durch weitere Ablagerung von Cuticularsubstanz an Dicke zu.« »Eine Abplattung des Epithels findet auch hier statt, doch ist dieselbe nicht so bedeutend, wie wir sie zum Beispiel bei Ephemera, Phryganea, Perla beobachteten. Das Plasma des abgeplatteten Epithels, welches das reife Ei umgiebt, ist nur sehr schwach tinktionsfähig, während sich das junge Eiepithel sehr stark färbt.« KORSCHELT nimmt also für die Feuerwanze dieselbe Entstehung des Chorions durch cuticulare Absonderung an, wie sie für so viele andere Insekten bekannt geworden ist. Dem gegenüber muss ich mit Bestimmtheit daran festhalten, dass, wenigstens bei meinen Exemplaren, die Epithelzellen mit einander verschmelzen, ihr gesammtes Plasma in Chitin umwandeln und so selbst zum Chorion werden. Zur Stütze meiner Auffassung möchte ich noch Folgendes anführen. Ich habe bei Pyrrhocoris nie leere Follikel am Hinterende der Eiröhre auffinden können, wie bei den anderen von mir untersuchten Wanzen, obgleich ich unter meinem Material ein Exemplar hatte, bei dem eine Anzahl reifer Eier im Oviduct lagen, die Eiablage also sicher schon begonnen hatte. Wohl hängt in alten Ovarien von Pyrrhocoris am hinteren Ende der Eiröhre ein Pfropf von Zellen, die in starker Auflösung begriffen sind, und der also auf den ersten Blick dem leeren Follikel anderer Wanzen sehr ähnlich sieht. Dieser Zellpfropf findet sich aber auch bei Eiröhren jüngerer Thiere, die überhaupt noch keine reifen Eier enthalten. Bei sorgfältiger Vergleichung verschiedener Stadien ergiebt sich denn auch, dass dieses in Auflösung begriffene Gewebe nur die vom Epithel des Eiröhrenstieles gebildete Zellenkuppel ist, die die Eiröhre von unten verschließt. Bei Pyrrhocoris ist sie besonders stark entwickelt und verfällt frühzeitig der Degeneration. Das Chorion der Feuerwanze ist vollkommen glatt und zeigt keinerlei Verzierungen. Dieses hängt auch mit seiner abweichenden Entstehung zusammen. Da das Epithel selbst durch Veränderung seiner Substanz zum Chorion wird, kann es natürlich nicht, wie bei den anderen Wanzen, noch nachträglich irgend welche Verzierungen auf der Eischale bilden.

Über die Bildung des Chorions bei den verschiedenen Insekteneiern haben früher lebhafte Kontroversen bestanden. Der erste Forscher, der diesen Gegenstand behandelt, STEIN (40), entschied sich dafür, dass das Chorion direkt durch Verschmelzung der Epithelzellen entstehe. Ihm schlossen sich MEISSNER (29) und andere Autoren an. Die ersten Zweifel über die Richtigkeit dieser Ansicht finden wir bei LEUCKART (23). Später haben dann LUBBOCK (26), WEISMANN (43) und namentlich LEYDIG (24) gezeigt, dass bei einer großen Anzahl von Insekten das Chorion jedenfalls eine Cuticularbildung des Follikelepithels ist. Diese Ansicht hat dann allmählich allgemeine Geltung gewonnen und ist noch besonders durch die, sich auf mehrere Vertreter der verschiedensten Insektenklassen erstreckenden Untersuchungen KORSCHELT's (17) bestätigt worden. Die ältere Ansicht ist also völlig aufgegeben worden. Immerhin hat noch v. SIEBOLD (39), obgleich ihm die maßgebende Arbeit LEYDIG's bekannt war, für Pollistes gallica angegeben, dass das Chorion durch Verschmelzung der Epithelzellen entstehe. Nach meinem Befunde an Pyrrhocoris apterus muss ich mich daher dahin aussprechen, dass die Bildung des Chorions durch cuticulare Abscheidung allerdings der bei Weitem häufigere Modus ist, dass aber bei einigen Insekten auch die andere Entstehungsart der Eischale vorkommt.

Außer den verschiedenen Haaren, Zapfen, Leisten und Buckeln habe ich bei einigen Wanzen noch eigenthümliche größere Chorionanhänge beobachtet, die mir einer gesonderten Betrachtung werth erscheinen. Sie finden sich, so weit meine Untersuchungen reichen, bei Pentatoma nigricorne, baccarum und dissimile und bei Asopus bidens. Für die Gattung Pentatoma und viele andere Wanzen sind diese Anhänge der Eischale schon lange bekannt und besonders genau von LEUCKART (23) beschrieben. Dagegen sind sie noch nie auf Schnittserien untersucht worden. Es sind schlanke, becherförmige Gebilde, deren Form Leuckart mit der eines Champagnerglases vergleicht (Figg. 22, 23, 24). Der Becher verjüngt sich nach unten zu einem schmalen Stiel, der mit ihm einen stumpfen Winkel bildet. Die Anhänge stimmen also in ihrer Gestalt ganz mit den von Leuckart für Pentatoma perla und rufipes abgebildeten überein. Sie erheben sich auf dem hinteren Rande des weiter oben beschriebenen, zwischen dem Deckel und dem hinteren Theile der Eischale gelegenen Falzes und bilden hier einen Kranz um das Ei. Über ihre Zahl kann ich keine sicheren Angaben machen. Denn da das Chorion beim Schneiden sehr leicht zerreißt, so konnte ich nicht mit Bestimmtheit wissen, ob ich alle Becher eines Eies auf einer Serie zusammen hatte. Auch in Kanadabalsam eingelegte ganze Eier lassen wegen ihrer Undurchsichtigkeit kein sicheres Zählen zu. Doch glaube ich wenigstens so viel sicher aussprechen zu können, dass die von Leuckart angegebene Zahl, 20—26, im Großen und Ganzen auch für meine Arten zutrifft. Leuckart giebt ferner an, dass jeder Becher von einem Kanale durchbohrt sei. Diesen Eindruck gewinnt man auch, so lange man die Eier nur in toto untersucht. Das Studium derselben auf Schnittserien ergiebt dagegen ein ganz anderes Bild von ihrer feineren Beschaffenheit. Sie sind durchaus solid und bestehen aus zwei verschiedenen Chorionschichten. Die äußere ist vollkommen homogen und stark chitinisirt. Sie gleicht vollkommen dem Exochorion des Eies. Die innere Schicht dagegen hat eine eigenthümliche schwammige, sehr fein poröse Beschaffenheit. Eben so wie das Endochorion behält sie ihre Färbbarkeit, wenn die Außenschicht schon lange gegen alle Farbstoffe unempfindlich geworden ist. Am Vorderende findet sich eine kleine rundliche Durchbrechung der Außenschicht. Hier liegt also die schwammige Innenschicht unbedeckt und frei zu Tage. Der Becher ist mit seinem Stiele in eine kuppelförmige Erhebung des Exochorions eingesenkt, welche er durchbohrt. Die innere poröse Schicht tritt auch in das Endochorion hinein. Die Außenschicht dagegen hört an der Innenfläche des Exochorions plötzlich auf, nur bei Pentatoma nigricorne (Fig. 24) lässt auch sie sich eine kleine Strecke weit in das Endochorion verfolgen. Bei einem Exemplar der letztgenannten Art waren die Becher sonderbarer Weise recht abweichend gestaltet. Der Winkel, den der erweiterte obere Theil mit dem Stiel bildet, war viel spitzer; auch war die Gestalt des ganzen Bechers gedrungener. Vor allen Dingen trug er aber an seinem oberen Ende noch einen merkwürdigen Aufsatz (Fig. 25).

Dieser hat ungefähr die Form eines plattgedrückten Balles. Er trägt oben eine breite Öffnung. Während außerdem bei den übrigen Exemplaren die Außenschicht des Bechers am oberen Ende nur eine kleine Durchbrechung zeigt, fehlt sie hier am Grunde des Aufsatzes ganz, so dass die Innenschicht hier in ihrer ganzen Breite frei liegt. Eine weitere Besonderheit betrifft den Stiel. Die Außenschicht desselben setzt sich vorn kontinuirlich in das Exochorion fort. An der hinteren Seite tritt sie in das Endochorion hinein, biegt hier um und verläuft eine Strecke weit nach hinten. Die kuppelförmige Erhebung des Exochorions fehlt. Da diese bedeutenden Abweichungen vom Typus der Art sich bei allen Bechern des ganzen Ovariums zeigten, kam mir der Gedanke, dass mir ein Versehen in der Bestimmung des Thieres passirt sein könnte. Doch giebt es nur eine Wanze, die man allenfalls mit Pentatoma nigricorne verwechseln könnte, nämlich Pentatoma fuscipinum. Aber auch diese unterscheidet sich von der genannten Art durch kleine, aber charakteristische Unterschiede, auf die ich zudem bei der Bestimmung, eben wegen der Ähnlichkeit der beiden Arten, stets noch besonders geachtet habe.

Sehr ähnlich, wie bei der einen abweichenden Pentatoma, sind die Chorionanhänge bei Asopus bidens (26) gestaltet. Nur weisen sie viel bedeutendere Dimensionen auf. Der Stiel ist viel länger, und auch der Becher mit seinem Aufsatz übertrifft an Größe den der Pentatoma bei Weitem. Sonst ist der Bau im Wesentlichen der gleiche. Nur erhebt sich bei Asopus das Endochorion um den Stiel zu einem kegelförmigen Fortsatz, während bei Pentatoma an dieser Stelle das Exochorion eine kuppelförmige Erhebung bildet. Dieser Unterschied ist darauf zurückzuführen, dass das Exochorion bei Asopus, abgesehen von dem Falz des Deckels sehr spät gebildet wird. Der vom Endochorion gebildete Kegel erhält im Lauf der Eireife natürlich auch einen vom Exochorion gelieferten Belag. Im Inneren des Kegels ist die homogene Außenschicht des Stieles stark verdickt. Die Vorderwand des Stieles setzt sich bei Asopus in das Exochorion des Falzes fort, wie bei der einen abweichenden Pentatoma.

Die Bildung der becherförmigen Chorionanhänge habe ich am genauesten bei Asopus bidens verfolgen können. Die ersten Anzeichen bemerkt man schon an ziemlich jungen Follikeln. Hier fallen an einer rings um den vorderen Theil des Follikels verlaufenden Zone in regelmäßigen Abständen eigenthümliche Gruppen von je drei Zellen auf, die sich durch etwas kleinere und rundlichere Kerne von ihren Nachbarn unterscheiden. Auch ist ihr Zellplasma homogen und nicht so stark granulirt, wie das der übrigen Zellen (Fig. 27). Die mittlere dieser drei Zellen, die von den beiden anderen rings umfasst wird, ist noch besonders durch auffallend helle Kerne, mit farblosem Kernplasma und spärlichem Chromatin gekennzeichnet. Außerdem erscheinen ihre Kerne etwas nach der Außenwand des Follikels verlagert[1].

Das nächstfolgende Stadium ist auf Fig. 28 dargestellt. Die hellen Kerne der mittleren Zelle liegen jetzt hart an der äußeren Peripherie des Epithels. Auch der Zellleib hat sich an die Außenwand des Follikels zurückgezogen und hat nur einen dünnen Fortsatz zwischen seinen Nachbarzellen zurückgelassen. Auch in letzteren sind die Kerne jetzt peripheriewärts verlagert.

Noch weiter sind diese Vorgänge auf dem in Fig. 29 abgebildeten Stadium vorgeschritten. Die mittlere, helle Zelle ist stark abgeplattet. Die beiden anderen Zellen erreichen noch die Innenwand des Epithels. Allmählich ziehen sie sich aber auch an die Wand des Epithels zurück und liegen schließlich ebenfalls stark abgeplattet unter der hellen, früher von ihnen rings umfassten Zelle. An der betreffenden Stelle zeigt das Epithel jetzt eine deutliche Ausbuchtung, die durch den Andrang der aus ihrer ursprünglichen Lage verschobenen Zellen bedingt ist.

Diese drei Zellen sind es nun, welche den Becher sammt seinem Aufsatz bilden. Und zwar ist unter ihnen eine Arbeitstheilung eingetreten. Die beiden dunkleren Zellen lassen zwischen sich als cuticulare Abscheidung die äußere homogene Chitinschicht des Bechers und den Aufsatz entstehen. Die helle Zelle bildet dagegen allein das schwammige Chitin der Innenschicht des Bechers. Dieses geschieht wohl auch durch cuticulare Absonderung von Seiten der in das Innere des Bechers hineinreichenden Theile der Zelle (Figg. 30 und 31). Die spongiöse Innenschicht des Becherstieles wird wohl durch den oben erwähnten, auf den Figg. 28 und 29 sichtbaren dünnen Fortsatz der hellen Zelle gebildet. Doch gaben mir meine Präparate leider keine völlige Sicherheit über diesen Punkt. Immerhin hatte ich mehrfach Bilder unter dem Mikroskop, die mit großer Wahrscheinlichkeit für diesen Modus sprachen. Die homogene Außenschicht des Becherstiels wird aber jedenfalls von den Zellen gebildet, welche unterhalb der drei an die Außenwand des Follikels gewanderten zurückblieben. Auch sie zeichnen sich zuweilen durch hellere Färbung aus. Wenn der Chorionanhang fertig gebildet ist, zeigen die drei Becherbildungszellen bald Degenerationserscheinungen. Vor allen Dingen verschwinden die Zellgrenzen. Ist das Ei endlich ausgestoßen, so sieht man die Bildungszellen der einzelnen Becher, so lange die Auflösung des leeren Follikels noch nicht zu weit vorgeschritten ist, in Form von kleinen Säckchen, welche je sechs Kerne enthalten, an der Follikelwand hängen (Fig. 32). Offenbar sind die Zellen, die ja schon vorher eine Vorwölbung am Epithel bildeten, und deren Verband mit den anderen Epithelzellen nur locker ist, durch den starken Druck, dem der entleerte und zusammengefaltete Follikel unterliegt, aus der Fläche der Follikelwand hinausgedrängt worden. Auch jetzt noch, wo von Zellgrenzen nichts mehr zu entdecken ist, lassen sich die beiden Kerne der Zelle, welche die Innenschicht des Bechers zu bilden hatte, leicht von ihren Nachbarn unterscheiden durch ihre viel schwächere Tinktionsfähigkeit.

---

[1] Auf Fig. 27 und den folgenden Figuren enthalten einige der drei veränderten Zellen nur einen Kern. Das liegt aber immer daran, dass der andere vom Messer nicht getroffen ist. In Wirklichkeit haben auch diese Zellen immer ihre regulären zwei Kerne, wie sich durch Betrachtung der in der Serie benachbarten Schnitte ergiebt.

Bei den Pentatoma-Arten, wo die Chorionanhänge ja viel kleiner sind, konnte ich ihre Bildung nicht so genau durch alle Stadien verfolgen, wie bei Asopus. Doch ist der Vorgang jedenfalls ein ganz ähnlicher, wie die in Figg. 33, 34, 35 dargestellten Bilder beweisen. Auch hier nehmen drei Zellen an der Bildung des Bechers Theil. Diese drei Zellen wandern auch bei Pentatoma an die Außenwand des Follikels. Die Kerne der einen von ihnen, welche diese Wanderung zuerst beginnt, zeichnen sich ebenfalls durch ihre viel schwächere Färbbarkeit aus. Die beiden anderen enthalten dagegen Kerne mit dunklerem, eigenthümlich homogenem Kernplasma, das deutlich gegen die dicht und grob granulirten Kerne der übrigen Epithelzellen absticht. Ich nehme an, dass auch bei Pentatoma die eine helle Zelle die Innenschicht des Bechers liefert, während die beiden dunkleren die Außenschicht bilden. Auf Fig. 35 sieht es allerdings so aus, als ob sich die helle Zelle überhaupt nicht an der Bildung des Bechers betheilige. Doch ist in dem dargestellten Falle der ganze Chorionanhang schon fertig, und es könnte die helle Zelle sich daher nachträglich vollständig an die Peripherie zurückgezogen haben. Der Stiel des Bechers, oder wenigstens seine Außenschicht, wird wohl eben so wie bei Asopus von den benachbarten in ihrer alten Lage verbliebenen Zellen gebildet. Da die Becher bei Pentatoma viel kleiner sind, kommt es hier nicht zu einer solchen

Vorwölbung der Follikelwand wie bei Asopus. Daher vermisst man hier auch die den leeren Follikeln anhängenden Säckchen, welche die Becherbildungszellen enthalten.

Bemerken möchte ich noch, dass höchst wahrscheinlich auch die Eier von Syromastes marginatus und Alydus calcaratus ähnliche Chorionanhänge haben. Zwar konnte ich von den genannten Arten keine Eier mit völlig ausgebildetem Chorion untersuchen. Doch zeigten sich im Follikelepithel älterer Thiere, bei denen die Chorionbildung bereits begonnen hatte, eigenthümliche Gruppen von je drei Zellen mit kleinen Kernen, die eine frappante Ähnlichkeit mit den für Asopus und Pentatoma beschriebenen Bildern zeigen. Auch war die Lage dieser Zellgruppen stets eine solche, wie man sie nach Analogie von Asopus und Pentatoma erwarten muss. Sie bilden eben auch hier einen Kranz um das Ei in einer Höhe, die dem später entstehenden Deckelfalz entspricht.

Welche physiologische Bedeutung haben nun die beschriebenen Chorionanhänge? Von vorn herein liegt es nahe an Mikropylenapparate zu denken, und für solche sind sie auch meist gehalten worden. LEUCKART nennt sie geradezu Samenbecher. Nun ergiebt ja aber, wie wir gesehen haben, die Untersuchung nach der Schnittmethode, dass die Becher gar keinen Kanal enthalten, wie man ihn bei einem Mikropylenapparat doch voraussetzen sollte. Ich halte daher die LEUCKART'sche Erklärung für verfehlt. Vielleicht könnte man mir aber entgegenhalten, dass die schwammige, fein poröse Beschaffenheit der Innenschicht des Bechers genüge, um den Spermatozoen den Zutritt zu gestatten. Ich habe desshalb die mir zugängliche Litteratur nach Beobachtungen über das Eindringen von Samenfäden in Insekteneier durchsucht, um zu sehen, ob irgendwo für Wanzen oder andere Insekten mit ähnlichen Apparaten der direkte Nachweis für die Funktion derselben als Mikropylen erbracht worden ist. Es ist nicht eben viel, was ich gefunden habe. Neben kurzen Angaben von HUXLEY (15) und LANDOIS (22) enthalten eingehende Untersuchungen über diesen Gegenstand nur die Arbeiten von LEUCKART (23) und MEISSNER (29). Das Eindringen von Samenfäden, oder wenigstens das Anhaften einer größeren Menge derselben an einer besonders ausgezeichneten Stelle der Eischale haben die genannten vier Autoren feststellen können für mehrere Dipteren und Aphanipteren, für einige Ephemeriden und andere Neuropteren, für Aphiden, für manche Schmetterlinge und unter den Käfern für Lampyris splendidula. Eine genaue Aufzählung und Beschreibung aller einzelnen Fälle würde mich viel zu weit führen, und ich verweise daher auf die citirten Originalarbeiten. Ich will das Resultat meiner diesbezüglichen Litteraturstudien nur so weit mittheilen, als es für die zu erörternde Frage nach der Funktion der oben beschriebenen Chorionanhänge von Wichtigkeit ist. Was uns hier vornehmlich interessirt, ist folgendes übereinstimmende Ergebnis aus den zahlreichen Einzelbeobachtungen der genannten vier Autoren. Alle Insekten, bei denen das Eindringen von Samenfäden in die Mikropyle des Eies beobachtet werden konnte, haben entweder nur kleine, knopf- oder warzenförmige Mikropylaufsätze, oder die Mikropylen liegen sogar in einer Vertiefung der Eischale. Die becherförmigen Anhänge des Chorions von Pentatoma aber, wie überhaupt alle ähnlichen größeren Apparate der Eischale, die in den verschiedensten Insektenordnungen weit verbreitet sind und von LEUCKART in großer Zahl untersucht wurden, haben niemals auch nur eine Andeutung davon gezeigt, dass sie zur Aufnahme der Spermatozoen dienten. Auch dieses negative Ergebnis früherer Untersuchungen spricht also zum mindesten nicht dafür, dass wir es hier mit Mikropylapparaten zu thun haben. Nun haben diese zum Theil recht komplicirten Gebilde aber doch sicher irgend eine Funktion. Diese scheint mir verständlich zu werden, wenn man sie vergleicht mit den Eistrahlen von Nepa und Ranatra, welche zuerst von LEUCKART (23) genau beschrieben und dann in jüngerer Zeit von KORSCHELT (17 und 18) auch auf Schnittserien sorgfältig untersucht worden sind. Diese Eistrahlen, deren Nepa sieben, Ranatra dagegen nur zwei besitzt, scheinen, abgesehen von ihrer enormen Größe und ihrer Lage am vorderen Eipol, große Ähnlichkeit mit den becherförmigen Chorionanhängen von Pentatoma zu besitzen. Sie bestehen eben so aus einer homogenen Außenschicht, die eine schwammige, fein poröse Innenschicht umschließt. Am Vorderende fehlt die Außenschicht bei Nepa, so dass hier also das innere spongiöse Chitin frei zu Tage tritt. Bei Ranatra umschließt die äußere homogene Chitinlage die Innenschicht dagegen auch am Vorderende, ist hier aber selbst von vielen feinen Poren durchbohrt. Die Eistrahlen von Nepa und Ranatra besitzen allerdings nicht die charakteristische Becherform der Chorionanhänge von Pentatoma und Asopus, sondern sie sind vorn bloß schwach verdickt. Doch ist dieser Unterschied sicher kein wesentlicher. Außerdem fehlt den sehr großen Chorionanhängen von Pentatoma juniperinum nach LEUCKART (23) ebenfalls die becherförmige Gestalt. Sie sind lange, schlanke Gebilde, die nur an der Spitze ein wenig verdickt sind. Bei dieser, den von mir untersuchten Arten sehr nahe stehenden Species gleichen die Chorionanhänge also auch äußerlich den Eistrahlen der beiden genannten Wasserwanzen. Lassen sich also die von mir beschriebenen becherförmigen Apparate in ausgebildetem Zustande ohne große Schwierigkeit mit den Eistrahlen von Nepa und Ranatra vergleichen, so scheint dagegen ihre Entstehungsweise eine verschiedene zu sein. Denn an der Bildung der Eistrahlen betheiligen sich ja bekanntlich die eigenthümlichen Doppelzellen, welche KORSCHELT (17, 18) durch Verschmelzung zweier besonders vergrößerter Epithelzellen entstehen lässt. Doch ist diese Angabe KORSCHELT's in neuester Zeit angefochten worden. DE BRUYNE (6) verneint nämlich mit großer Bestimmtheit, dass die Doppelzellen in der von KORSCHELT angegebenen Weise entständen. Sie sollen nach seinen Untersuchungen vielmehr weiter nichts sein, als riesig vergrößerte Epithelzellen, deren Kern auf dem Wege direkter Theilung in zwei Stücke zerfallen ist. Diese Theilung des Kernes hat DE BRUYNE durch alle Stadien verfolgen können. Nun war KORSCHELT, als er seine Untersuchungen anstellte, noch nicht bekannt, welche wichtige Rolle die amitotische Kerntheilung im gesammten Follikelepithel der Wanzeneier spielt. Diese wurde erst durch die neueren Arbeiten von PREUSSE (34) und DE BRUYNE (6) in ihrem ganzen Umfange bekannt. Ich werde darüber noch im dritten Theil der vorliegenden Arbeit zu berichten haben. KORSCHELT wusste noch nicht, dass der Kern jeder einzelnen Follikelzelle ohne Ausnahme sich amitotisch in zwei Kerne zertheilt. Ihm fiel nur an den riesig großen Zellen, welche die Eistrahlen zu bilden haben, auf, dass sie zwei Kerne haben. Für sie nahm er daher auch einen besonderen Entstehungsmodus in Anspruch. Dazu kommt, dass es DE BRUYNE durch Anwendung der neuen im Lauf der Jahre vervollkommneten Färbungsmethoden gelungen ist, die Zellgrenzen auf allen seinen Präparaten aufs schärfste sichtbar zu machen, was für die Entscheidung der Frage nach der Natur der Doppelzellen von großer Bedeutung ist. Ich glaube daher, dass die DE BRUYNE'sche Ansicht die richtigere ist, und dass die Doppelzellen nur enorm vergrößerte Epithelzellen sind. DE BRUYNE's Untersuchungen erstrecken sich allerdings nur auf Nepa; aber die ganz analogen Gebilde haben bei der nahe verwandten Ranatra doch sicher dieselbe Entstehung. Die vergrößerte Zelle bildet nach KORSCHELT (17, 18) bei Nepa und Ranatra nur die innere spongiöse Schicht des Eistrahles. Sie würde also, wenn man eine Übereinstimmung in der

Bildung der Chorionanhänge von Pentatoma und Asopus mit der der Eistrahlen der beiden Wasserwanzen annimmt, der hellen Zelle entsprechen, welche die Innenschicht des Bechers bildet. Nun haben die beiden in Rede stehenden Zellarten aber ein völlig verschiedenes Aussehen. Bei meinen Arten handelt es sich um eine helle Zelle, welche hinter den anderen Epithelzellen an Größe nicht unbeträchtlich zurücksteht, mit ziemlich flachen, durchaus ganzrandigen Kernen. Die sogenannte Doppelzelle ist dagegen ganz enorm vergrößert. Sie kann bei Ranatra eine Größe von 1,8 mm erreichen, gehört also, abgesehen von Eizellen, wohl zu den größten Zellen, die wir überhaupt kennen. Außerdem zeichnen sich ihre stark gefärbten Kerne durch die auffallende Fähigkeit aus, starke pseudopodienähnliche Fortsätze in das zwischen ihnen gelegene Zellplasma zu treiben. Ferner geschieht auch die Bildung der porösen Innenschicht selbst in beiden Fällen in wesentlich verschiedener Weise. Bei Pentatoma und Asopus scheidet die helle Zelle höchst wahrscheinlich eine cuticulare Absonderung ab. Das Chitin entsteht also hier in derselben Weise, wie auch bei der Bildung des Chorions durch das Follikelepithel. Bei Nepa und Ranatra dagegen wird das Chitin der Innenschicht des Eistrahles innerhalb der vergrößerten Zelle selbst gebildet, wie Text und Abbildungen der KORSCHELT'schen Arbeiten (17, 18) auf das Überzeugendste darthun. Der einzige Einwand gegen diese Entstehungsweise, den KORSCHELT allenfalls gelten lassen will, dass nämlich die Doppelzelle ja aus zwei Zellen entstanden ist, und man daher sagen könne, das Chitin bilde sich als cuticulare Absonderung an der Grenze der beiden verschmolzenen Zellen, fällt zudem in sich zusammen, nachdem DE BRUYNE, wie erwähnt, gezeigt hat, dass die Doppelzelle gar nicht aus der Vereinigung zweier Zellen hervorgegangen ist. Es bestehen also ganz erhebliche Unterschiede zwischen den von mir untersuchten Arten und den beiden Wasserwanzen, in Bezug sowohl auf die Bildung der Chorionanhänge, als auch auf Größe und Beschaffenheit der dabei hauptsächlich betheiligten Zellen. Doch lassen sich diese Abweichungen, wie ich glaube, sehr leicht erklären durch die Größenunterschiede der in Rede stehenden Gebilde. Die Becher von Pentatoma und Asopus lassen sich erst mit stärkeren Linsen deutlich erkennen und liegen einfach in das Epithel eingebettet. Die Eistrahlen von Nepa und Ranatra erreichen das Ei selbst an Länge oder übertreffen es sogar; daher muss der Follikel einen besonderen hohen Aufsatz zur Aufnahme der in Bildung begriffenen Strahlen bilden. Gleichzeitig mit dieser Vergrößerung des Eistrahles musste natürlich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung auch die Zelle, welche bei der Entstehung des Gebildes die Hauptrolle spielt, eben so zu ganz auffallenden Dimensionen heranwachsen. Ferner ist die Annahme wohl berechtigt, dass so riesige Gebilde, wie die Eistrahlen der beiden Wasserwanzen, zu ihrer Entstehung viel mehr Zeit brauchen müssen, als die kleinen Chorionanhänge von Pentatoma und Asopus. Ihre Entwicklung konnte daher nur dann mit der Eireife Schritt halten, wenn sie bedeutend beschleunigt wurde. Darin sehe ich den Grund für die eigenthümliche Bildung des Chitins im Innern der Zelle. Dass die Bildung des Strahles, wenigstens in seinem oberen Ende, besonders schnell von statten geht, hebt zudem KORSCHELT (18) ausdrücklich hervor. Diese Beschleunigung in der Thätigkeit der Zelle hat aber offenbar wieder eine ganz besonders starke Betheiligung des Kernes an diesen Vorgängen hervorgerufen, die sich in den erwähnten pseudopodienähnlichen, oder, um mit KORSCHELT zu sprechen, »rhizopodoiden« Fortsätzen derselben äußert. So kann die starke Vergrößerung der Eistrahlen der Grund gewesen sein für alle übrigen Verschiedenheiten gegenüber den Chorionanhängen der anderen Wanzen. Doch eine Besonderheit von Pentatoma und Asopus muss ich noch kurz behandeln. Wie wir oben gesehen haben, nehmen bei diesen Arten an der Bildung des Bechers außer der mehrfach erwähnten Zelle, die die Innenschicht zu liefern hat, noch zwei Zellen von besonderer Beschaffenheit Theil. Für diese fehlt aber bei Nepa und Ranatra das Äquivalent. Bei den Wasserwanzen vermissen wir ja aber auch den verdickten und besonders ausgebildeten oberen Theil, der die Chorionanhänge von Pentatoma und Asopus auszeichnet. Dessen Außenschicht ist es aber gerade, die von den beiden besonders beschaffenen Zellen gebildet wird. Bei Nepa und Ranatra wird die Außenschicht des ganzen Strahles von den gewöhnlichen den Aufsatz zusammensetzenden Epithelzellen geliefert, eben so wie die entsprechenden Zellen bei Pentatoma und Asopus die Außenschicht des Stieles bilden.

Es ergiebt sich also eine ähnliche Struktur und Bildungsweise für die Chorionanhänge von Pentatoma und Asopus einerseits und Nepa und Ranatra andererseits. Es liegt daher nahe, auch an eine ähnliche Funktion der betreffenden Gebilde zu denken. Nun ist uns die biologische Bedeutung der Eistrahlen der besprochenen Wasserwanzen durch die Arbeiten LEUCKART's (23) und KORSCHELT's (17, 18) genau bekannt. KORSCHELT (18) bespricht dieselbe mit folgenden Worten: »Das Thier versenkt seine Eier bei der Ablage in fleischige Blattstiele von Wasserpflanzen, und zwar werden dazu solche Blattstiele gewählt, die bereits abgestorben sind und auf dem Wasser schwimmen. In solchen fleischigen Pflanzentheilen findet man die Eier gruppenweise oder reihenweise angeordnet. Die Eier selbst sind nicht sichtbar, da sie ganz in dem Gewebe des Blattstieles verborgen sind; nur die Eistrahlen ragen über die Oberfläche des Wassers hervor.« »Die mit Eiern besetzten Pflanzentheile, welche ich auffand, schwammen so auf dem Wasser, dass die Eistrahlen nach oben gerichtet waren und also in die Luft ragten. Das Pflanzengewebe selbst war wie ein Schwamm ganz von Wasser durchtränkt. Eine andere Kommunikation des Eies mit der Luft als durch die Eistrahlen war also unmöglich. Die ganze Einrichtung der Eistrahlen deutet nun darauf hin, dass sie die Funktion haben, dem sich entwickelnden Ei Luft zuzuführen. Wie wir gesehen haben, sind sie an ihrem oberen Ende völlig porös. Ihr unterer größerer Abschnitt ist nun zwar von einer undurchlässigen Chitinlage umgeben, da aber das ganze Innere pneumatisch ist, so kann die am oberen porösen Abschnitt eingedrungene Luft bis zum Grunde der Strahlen vordringen. Hier aber stehen sie, wie ich oben beschrieb, mit dem ebenfalls pneumatischen Endochorion in direkter Verbindung, so dass die Luft weiter in das letztere, sowie in die Porenkanäle des Exochorions vordringen kann. Auf diese Weise ist also das Ei von einer Luftschicht umgeben, welche sich bei Verbrauch von Sauerstoff von oben her wieder erneuern kann, auch wenn das Ei von dem wasserdurchtränkten Gewebe des Blattstieles eng umschlossen ist.«

Die Eistrahlen von Nepa und Ranatra dienen also ohne Zweifel der Durchlüftung des sich entwickelnden Eies. Dieselbe Funktion möchte ich auch den Chorionanhängen der von mir untersuchten vier Wanzenarten zuschreiben. Wie im vorigen Abschnitt gezeigt wurde, ist das Chorion derselben noch von einer schleimigen, oder eiweißartigen Hülle umgeben, die für Luft wohl völlig undurchlässig ist und das Ei gegen zu große Austrocknung zu schützen hat. Interessanter Weise machte ich nun bei Pentatoma baccarum und nigricorne, von welchen beiden Arten ich völlig reife, dem Oviduct entnommene Eier untersuchen konnte, folgende sehr für meine Auffassung von der Funktion der Chorionanhänge sprechende Beobachtung. Die Schleimhülle umgiebt das ganze Ei und überzieht ausnahmslos alle auf dem Chorion stehenden größeren und kleineren Zapfen und Haare. Nur die becherförmigen Chorionanhänge sind von dieser Umhüllung frei geblieben und ragen aus der Schleimhülle hervor. Sie allein stehen also nach Ablage des Eies mit der atmosphärischen Luft in direkter Berührung. Auch auf Schnittserien lässt sich für alle drei Pentatoma-Arten an Eiern, die bereits in den Eiröhrenstiel hinabgewandert sind, dasselbe Verhalten leicht erkennen, wie Fig. 15 deutlich zeigt. Wie es zu Stande kommt, dass die Becher allein frei bleiben von der Umhüllung durch die Schleimschicht, ist leicht erklärlich; auch konnte ich auf einigen Präparaten von Pentatoma baccarum und dissimile den Vorgang direkt beobachten. Nachdem die Haare des Chorions fertig gebildet sind, hebt sich das Follikelepithel etwas von der Eischale ab, so dass zwischen beiden ein freier Raum entsteht. Jetzt secernirt das Epithel an seiner Innenwand noch um das ganze Ei die Schleimhülle, die in Folge dessen natürlich auch alle Haare überzieht (Fig. 16). Während dieser Vorgänge bleiben aber die Becher noch im Epithel liegen und ziehen sich aus diesem erst bei der Ausstoßung des Eies heraus. So kommt es auf ganz einfache Weise zu Stande, dass die Becher frei von dem schleimigen Überzug, und also nach der Eiablage mit der atmosphärischen Luft in direkter Berührung bleiben. So ist durch die Schleimhülle das Ei gegen allzugroße Verdunstung und Austrocknung geschützt, während der für die während der Entwicklung sich abspielenden Lebensprocesse nöthige Sauerstoff ihm durch die Chorionanhänge zugeführt wird. Bei Asopus liegen die Verhältnisse jedenfalls ganz eben so; auch hier überzieht eine dicke Schleimhülle die ganze Eischale und lässt nur die Chorionanhänge frei. Ist meine Auffassung die richtige, so wird auch die Bedeutung des eigenthümlichen Aufsatzes, den die Becher bei Asopus und der einen Pentatoma zeigen, leicht verständlich. Wie wir gesehen haben, hat bei den übrigen Pentatoma-Arten die Außenschicht des Bechers nur eine kleine Öffnung, durch welche der Zutritt des Sauerstoffs der atmosphärischen Luft zu der pneumatischen Innenschicht ermöglicht wird. Offenbar soll durch diese Einrichtung das zartere, im Inneren des Bechers gelegene Chitin vor Verletzungen geschützt werden. Bei Asopus und der einen Pentatoma hat diesen Schutz der Aufsatz des Bechers übernommen. In Folge dessen liegt am Grunde des Aufsatzes die Innenschicht des Bechers in ihrer ganzen Ausdehnung frei und bietet also der Luft eine viel breitere Berührungsfläche dar. Der Aufsatz erweist sich also ganz klar als Vervollkommnung des pneumatischen Apparates. Etwas Ähnliches zeigt sich auch bei den Eistrahlen von Nepa und Ranatra. Bei Nepa fehlt an der Spitze des Strahles die homogene Außenschicht. Bei Ranatra umgiebt sie ihn in seiner ganzen Ausdehnung, ist aber am oberen Ende von zahlreichen feinen Poren durchbohrt, so dass also auch hier die spongiöse Innenschicht vor Verletzungen geschützt ist und der Zutritt von Sauerstoff doch gewahrt bleibt. Aus allen mitgetheilten Gründen glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich den Chorionanhängen der von mir untersuchten Arten von Pentatoma und Asopus dieselbe Funktion zuschreibe, wie den Eistrahlen von Nepa und Ranatra. Die gleiche biologische Funktion haben aber sicher auch die ganz ähnlichen Apparate vieler anderer Wanzen, die uns besonders durch die Untersuchungen LEUCKART's (23) bekannt geworden sind. Sie scheinen weit verbreitet zu sein in der Familie der Scutata, zu welcher ja auch die von mir beschriebenen Arten gehören. Sie haben meist die charakteristische Becherform. Nur bei Pentatoma juniperinum und Tethyra maura (Erygaster maurus) fehlt die Erweiterung am oberen Ende, so dass die Chorionanhänge hier einfach borstenförmig erscheinen. Auch bei einer großen Anzahl von Vertretern anderer Rhynchotenfamilien hat LEUCKART die geschilderten Becher gefunden. Doch findet sich bei diesen meist eine eigenthümliche Neuerwerbung. Die Becher stehen hier nicht frei auf der Eischale, wie bei den Scutaten, sondern sie liegen an der Innenwand einer chitinösen Lamelle, in welche sich die äußere Lippe des Deckelfalzes verlängert. Die Lamelle umgiebt also den vorderen Theil des Eies wie ein Schirm, dessen Rippen die Becher bilden. Die Bedeutung dieses Schirmes ist wohl darin zu suchen, dass er ein Abbrechen der Becher verhindert. Diese eigenthümliche Vervollkommnung des gesammten luftführenden Apparates fand LEUCKART bei Reduvius personatus, Acanthias lectularia, Harpactor cruentus, Nabis brachyptera und vier zu der Familie der Capsinen gehörigen Arten. Wesentlich anders gestaltete Anhänge, als die beschriebenen, fand ich auf der glatten Schale der Eier von Pyrrhocoris apterus. Es sind rundliche, knopfförmige Erhebungen in der Nähe des vorderen Eipoles. Sie sind bereits von LEUCKART (23) und PAUL MAYER (28) abgebildet und genau beschrieben. Ich habe ihrer Darstellung daher nichts hinzuzufügen. Ob sie, wie die genannten Forscher wollen, Mikropylaufsätze sind, oder ebenfalls der Durchlüftung des Eies dienen, kann ich nicht entscheiden, denn ich habe sie auf meinen Schnittserien nie auffinden können. Und am in toto eingelegten Ei ließ sich nicht mit Sicherheit erkennen, ob sie von einem Kanal durchbohrt, oder etwa auch solid und nur von einem porösen Chitin erfüllt sind, wie die Chorionanhänge der anderen Wanzen. Was ihre Zahl betrifft, so stimme ich ebenfalls mit Paul Mayer überein. Von vier untersuchten Eiern hatten drei fünf, eines sechs der geschilderten Anhänge.

Meine Resultate über die Bildung der Eihüllen lassen sich in Kürze folgendermaßen aussprechen:

Die Dotterhaut entsteht durch Erhärtung der Rindenschicht des Dotters, meist vor Bildung der Eischale; nur bei Pyrrhocoris apterus wird sie erst nach dem Chorion gebildet.

Das Chorion der meisten von mir untersuchten Wanzen ist eine cuticulare Absonderung des Follikelepithels. Es besteht aus zwei Schichten, einem homogenen Exochorion und einem porösen Endochorion, das bei Asopus bidens noch besondere größere Lufträume birgt.

Das Exochorion weist mannigfaltige Verzierungen auf, Leisten, die polygonale Felder umschließen, bei Alydus calcaratus, Buckel bei Asopus bidens, Haare und Zapfen bei den Pentatoma-Arten.

Bei letzteren und bei Asopus hat das Chorion noch besondere größere Anhänge. Diese sind becherförmig und bestehen aus einer homogenen Außenschicht und einer schwammigen, porösen Innenschicht. Die Becher werden von je drei veränderten Epithelzellen gebildet. Eine derselben liefert die Innenschicht, die beiden anderen die Außenschicht. Die Außenschicht des Becherstieles wird von den benachbarten Epithelzellen gebildet.

Die becherförmigen Chorionanhänge sind keine Mikropylapparate, sondern Vorrichtungen zur Durchlüftung des Eies, wie die Eistrahlen von Nepa und Ranatra. Die Schleimhülle wird ebenfalls schon vom Follikel ausgeschieden.

Das Chorion der Eier von Pyrrhocoris apterus entsteht durch Verschmelzung der Follikelzellen. Es ist glatt und trägt nur am Vorderende sechs rundliche Aufsätze.

III. Die Amitose im Ovarium der Hemipteren und ihre physiologische Bedeutung.

Die erste Andeutung über Kerntheilungen im Ovarium der Insekten findet sich in PAUL MAYER's monographischer Arbeit über Pyrrhocoris apterus aus dem Jahre 1874 (28). Er sagt über das Follikelepithel dieser Wanze: »Alle Zellen sind mit verschiedener Lebhaftigkeit in der Theilung begriffen, was sich an Karminpräparaten oft nur dadurch zu erkennen giebt, dass zwei dunklere Randpartien der Zelle durch eine mittlere helle Zone von einander geschieden sind.« Vier Jahre später findet ALEXANDER BRANDT (3), dass im Follikelepithel von Lucanus cervus »nicht selten ein Kern in zwei zerfällt«, und dass ferner bei zwei anderen Käfergattungen, Leptura und Baëtis, in der Nährkammer häufig »biskuitförmige Kerne auftreten, die auf Theilungen hindeuten«. WILL (45) bespricht dann ausführlicher die Theilung der Nährzellkerne von Nepa und Notonecta und verwerthet diese Erscheinungen für seine Ooblastentheorie.

Nachdem unterdessen durch die Arbeiten von VAN BENEDEN (41) und FLEMMING (9, 10) der Unterschied zwischen direkter und indirekter Kerntheilung schärfer hervorgehoben worden war, machte KORSCHELT (17) zum ersten Male die ausdrückliche Angabe, dass die Theilungen im Follikelepithel nicht unter dem Bilde der Karyokinese verlaufen. Er sagt über Hydrometra lacustris: »Jede Zelle enthält merkwürdiger Weise zwei Kerne, was auf Theilungszustände der Zelle hindeutet, und doch macht das Ganze nicht einen solchen Eindruck. Wirkliche Theilungsfiguren konnte ich nie auffinden.«

Im letzten Jahrzehnt ist nun ein lebhafter Streit entbrannt über die biologische Bedeutung der Amitose. Auf der einen Seite sprechen sich FLEMMING, MEVES und Andere dafür aus, dass sowohl die Mitose, wie die Amitose Veranlassung zu einer regen Zellvermehrung geben können, und dass also in dieser Beziehung kein wesentlicher Unterschied zwischen direkter und indirekter Kerntheilung besteht. Aufs entschiedenste widersprechen dieser Ansicht besonders H. E. ZIEGLER und O. VOM RATH. Beide Autoren zeigen an einer großen Reihe von Fällen aus den verschiedensten Thierklassen, besonders auch von Arthropoden, dass der Amitose bei Metazoen nie eine wirklich regeneratorische Bedeutung zukommt. Sie erklären daher in mehreren Arbeiten (35, 36, 46, 47), dass die Amitose bei

Metazoen stets am Ende einer Reihe von Zelltheilungen und nur bei solchen Zellen auftritt, welche entweder in Folge besonderer Specialisirung einer intensiven Assimilation, Sekretion oder Exkretion vorstehen oder in alternden abgenutzten Geweben und folglich auch da, wo Zellen nur eine vorübergehende Bedeutung haben. Dabei ist die Zahl der auf einander folgenden direkten Kerntheilungen nach Ansicht der beiden genannten Forscher stets eine geringe und die Zahl der durch sie veranlassten Zelltheilungen, wenn solche überhaupt vorkommen, noch beschränkter.

Die vorhin erwähnten Kerntheilungen im Ovarium der Hemipteren hat nun PREUSSE (34) auf Anregung KORSCHELT's zum Gegenstande einer Specialuntersuchung gemacht. Seine Beobachtungen erstrecken sich auf folgende Arten: Nepa cinerea, Notonecta glauca, Hydrometra lacustris, Ranatra linearis, Reduvius personatus und Pyrrhocoris apterus. Der Verfasser gelangt zu folgenden, der Theorie von ZIEGLER und VOM RATH direkt widersprechenden Resultaten. Der Amitose im Ovarium der Hemipteren kommt eine wichtige Rolle bei der Vermehrung der Zellen zu. Eine ganze Reihe amitotischer Kerntheilungen folgen auf einander und geben Anlass zu fortgesetzten Theilungen von Zellen. Bei einem großen Theile der sich direkt theilenden Kerne kann von einem degenerativen Charakter nicht gesprochen werden.

Die von PREUSSE mitgetheilten Befunde sind für Nepa und Notonecta nachgeprüft worden von DE BRUYNE (6). Dieser Autor zieht aus seinen Untersuchungen Schlüsse, die zu den von PREUSSE mitgetheilten im schärfsten Gegensatz stehen. DE BRUYNE schließt sich vollkommen dem Standpunkt von ZIEGLER und VOM RATH an und erklärt mit großer Bestimmtheit, dass die Amitose in den von ihm beobachteten Fällen einen hervorragend degenerativen Charakter trage und niemals bei Regenerationserscheinungen auftrete.

Meine Untersuchungen haben, wie sich im Laufe der Darstellung zeigen wird, im Wesentlichen zu denselben Ergebnissen geführt, welche DE BRUYNE mittheilt. Doch hielt ich es nicht für zwecklos sie hier genauer zu besprechen. Denn da ich an anderem Material gearbeitet habe, konnte ich immerhin einige Besonderheiten konstatiren, dann aber schien es mir wichtig, dass die aufgeworfene Frage an möglichst zahlreichen Arten geprüft werde.

Im Gegensatz zu PREUSSE habe ich amitotische Kerntheilungen nur in zwei Regionen der Eiröhre gefunden, in der Nährkammer und im Follikelepithel. Preusse beschreibt Amitosen auch aus dem Endfaden, der Peritonealhülle und dem Epithel des Eiröhrenstieles. Ich habe in den genannten Gewebstheilen trotz eifrigen Suchens überhaupt keine sicheren Anzeichen für Kerntheilungen irgend welcher Art finden können. Wohl finden sich oft Kerne mit zwei Nucleolen, ferner bemerkte ich zuweilen an einigen Kernen leichte Einschnürungen, auch finden sich in den Eiröhrenstielen älterer Thiere manchmal Zellen, die scheinbar zwei Kerne enthalten; doch ist in solchen Fällen das Gewebe schon in starker Degeneration begriffen: das Plasma ist blasig aufgequollen, die Kerne haben ihre frühere Tinktionsfähigkeit eingebüßt, und die Zellgrenzen sind sehr undeutlich geworden, so dass es schwer zu entscheiden ist, ob zwei nahe bei einander liegende Kerne zu einer oder zwei Zellen gehören. Ich will es desshalb nicht als ganz unmöglich hinstellen, dass in den Eiröhrenstielen älterer Thiere ab und zu ein Kern sich amitotisch theilt, doch ist dieses in den genannten Geweben jedenfalls eine seltene und mehr zufällige Erscheinung. de Bruyne scheint ebenfalls nur in der Endkammer und dem Follikelepithel direkte Kerntheilungen angetroffen zu haben. Denn in seiner der Amitose gewidmeten Arbeit (6) erwähnt er die übrigen Theile des Ovariums mit keinem Wort.

a. Amitose in der Endkammer.

Wie vorhin erwähnt, zerfällt die Endkammer der Hemipteren in drei deutlich gesonderte, von vorn nach hinten auf einander folgende Regionen (Fig. 1). An der Spitze liegt eine Partie kleiner jugendlicher Kerne. Deutliche Zellgrenzen zwischen diesen Kernen habe ich nur auf einigen wenigen Präparaten, die mit Kernschwarz und Safranin behandelt waren, erkennen können. Meist macht es den Eindruck, als ob die Kerne in einer gemeinsamen Protoplasmamasse lägen. Preusse ist es eben so gegangen. Er hat Zellgrenzen nur einmal bei Nepa cinerea und einige Mal bei Pyrrhocoris apterus gefunden. de Bruyne dagegen giebt an, dass er auf allen seinen Präparaten die Zellgrenzen mit prägnantester Schärfe hervortreten sah. Es ist demnach wohl kein Zweifel, dass die Spitze der Endkammer nicht, wie die älteren Autoren meinten, von einem Syncytium eingenommen wird, sondern dass ihre Kerne in distinkten Zellterritorien liegen, deren Grenzen nur nicht immer deutlich sichtbar sind. Das Chromatin ist in vielen rundlichen Brocken hauptsächlich an der Peripherie des Kernes vertheilt (Fig. 2—5). Bei sämmtlichen von mir untersuchten Arten fand ich unter diesen Kernen niemals Amitosen, oder auch nur Andeutungen direkter Kerntheilung. Als einziger Kerntheilungsmodus imponirt vielmehr die Mitose. Interessanter Weise finden sich karyokinetische Figuren bei alten Thieren, die bereits mehrere Eikammern gebildet haben, nur spärlich. In großer Häufigkeit erscheinen sie dagegen bei jungen Thieren und bei Larven. Hier kann man kaum einen Schnitt auffinden, der nicht mehrere Mitosen und Vorbereitungsstadien zur indirekten Kerntheilung enthält. Ich befinde mich hier in erfreulichster Übereinstimmung mit de Bruyne. Auch er hat in keinem einzigen Falle Amitosen unter den kleinen Kernen an der Spitze der Endkammer gefunden. Im schärfsten Gegensatz zu meinen und den Ausführungen de Bruyne's befindet sich Preusse. Er giebt an, dass bei Nepa Amitose und Mitose sich ungefähr das Gleichgewicht halten und sagt später über die übrigen von ihm untersuchten Hemipteren, dass sich auch bei ihnen die Kerne an der Spitze der Endkammer nach beiden Typen theilen. Genauer bespricht er diese Verhältnisse nur bei Nepa. Das Vorkommen von Amitosen lässt sich, wie er meint, aus dem Vorkommen zweier Kerne in einer Zelle entnehmen. Nun hat er aber ja, wie bereits erwähnt wurde, von Nepa nur ein Präparat gehabt, auf dem die Zellgrenzen erkennbar waren, so dass eine Täuschung keineswegs ausgeschlossen erscheint. Ferner sollen zuweilen einzelne Kerne Einkerbungen aufweisen, was nach Preusse ebenfalls für Amitose spricht. Auf der einzigen, der Endkammerspitze entnommenen Abbildung (Fig. 26), die seine Arbeit enthält, ist nichts Derartiges zu erkennen. Endlich führt der genannte Autor zur Stütze seiner Ansicht noch an, dass einzelne Kerne »einen in Durchschnürung begriffenen Nucleolus, oder das Produkt davon, zwei Nucleolen« besitzen. Die Mehrzahl der Kerne enthalte dagegen nur einen stark gefärbten und verschieden gestalteten Nucleolus. Diese Angabe ist desswegen interessant, weil nach de Bruyne's Untersuchungen, deren Ergebnisse ich auch in diesem Punkte vollkommen bestätigen kann, die Kerne in der besprochenen Partie der Endkammer im Allgemeinen überhaupt gar keinen Nucleolus besitzen. Einen solchen erhalten sie erst weiter nach hinten, wo die kleinen Kerne sich allmählich in die großen Kerne der Nährzellen verwandeln. Aus dieser Gegend stammen also wohl die Kerne mit ein oder zwei Kernkörpern und mit den Einkerbungen, wie Preusse sie beschreibt. Dazu kommt, dass Preusse, wie auch aus anderen Stellen seiner Arbeit hervorgeht, höchst wahrscheinlich nur Eiröhren von älteren Thieren untersucht hat, bei denen die Zellvermehrung auch am Gipfel der Endkammer bereits nachgelassen hat und daher nur wenige Kerne vorhanden sind, an denen die Umwandlung zu den großen Nährzellkernen, wie sie die Mitte der Endkammer erfüllen, noch nicht begonnen hat. Jedenfalls habe ich gefunden, dass bei alten Thieren das kleinzellige Lager an der Spitze der Endkammer nur geringe Ausdehnung hat. KORSCHELT (16) theilt sogar mit, dass bei einigen im Frühling, also zur Zeit der Eiablage, gefangenen Exemplaren von Notonecta glauca die kleinen Kerne an der Spitze der Endkammer gänzlich fehlten.

Die allmähliche Umwandlung der kleinen Kerne zu den großen Nährzellkernen der mittleren, und bei älteren Thieren umfangreichsten Region der Endkammer ist bereits von KORSCHELT (16) und DE BRUYNE (6) auf das sorgfältigste untersucht worden. Ich habe daher den Angaben dieser Forscher nichts hinzuzufügen. Die fertigen Nährzellkerne zeigen, wie es bereits mehrfach beschrieben worden ist, eine fächerförmige Anordnung, das heißt, sie liegen in schräg gerichteten Reihen, welche nach hinten und gegen den die Mitte erfüllenden protoplasmatischen Raum konvergiren. Die Nährzellkerne selbst haben bei Pyrrhocoris apterus, Corizus hyoscyami und Graphosoma nigrolineatum eine rundliche bis eiförmige Gestalt, gleich der, welche KORSCHELT für Pyrrhocoris und Reduvius beschreibt. Bei den übrigen von mir untersuchten Wanzen ist die Form der Kerne unregelmäßiger. Am mannigfaltigsten sind sie bei Asopus, Syromastes und namentlich bei Harpactor subapterus gestaltet. Zellgrenzen zwischen den Kernen sind sehr deutlich in den peripheren Theilen der Endkammer zu erkennen; nach innen gegen den protoplasmatischen Raum zu werden sie dagegen undeutlicher oder sind ganz verschwunden (Figg. 36, 37 und 38). Hier hat offenbar die Auflösung des Zellplasmas und dabei natürlich auch der Zellmembran schon begonnen, während die nach außen gelegenen Theile der Zelle und die Kerne noch intakt erscheinen. Die Kerne der Nährzellen sind wie bei allen bisher untersuchten Wanzen, so auch bei meinen Arten in regster amitotischer Theilung begriffen. Dagegen habe ich auf allen meinen Präparaten nur ein einziges Mal unter den Nährzellen eine Mitose liegen sehen, und zwar in einer Eiröhre eines jüngeren Exemplares von Pyrrhocoris apterus. Aber auch diese eine scheinbare Ausnahme war, wie sich bei näherer Betrachtung ergab, gar keine. Denn der in Karyokinese begriffene Kern war umgeben von einer Partie kleiner Kerne, welche den an der Spitze der Endkammer gelegenen glichen. Solche Ansammlungen kleiner Kerne sind nichts Seltenes und schon mehrfach beschrieben worden. Sei es nun, dass sie, wie einige Autoren wollen, von der Spitze der Endkammer nach hinten gewandert sind, oder auch, dass einige in der Mitte der Endkammer gelegene Zellen die Metamorphose in Nährzellen noch nicht begonnen haben, jedenfalls handelt es sich um jugendliche Kerne, die sich noch nicht amitotisch getheilt haben[1]. Mit dem Beginn der direkten Kerntheilung hört also die indirekte vollkommen auf; beide Theilungsmodi sind auf das schärfste geschieden. Die Amitose beginnt bei noch verhältnismäßig jugendlichen Kernen gewöhnlich mit einer Zweitheilung des Nucleolus, dessen Theilstücke aus einander rücken (Figg. 37 und 38 *i*). Doch sind diese durchaus nicht immer gleich groß. Bei älteren Thieren ist der Nucleolus schon vor Beginn der Amitose in verschiedene, unregelmäßige Brocken zerfallen. Überhaupt glaube ich, im Gegensatz zu Preusse, nicht, dass der Kernkörper eine wichtige Rolle bei der Theilung spielt. Die Theilung der Kerne selbst geht auf sehr verschiedene Weise vor sich. Am häufigsten kommt sie durch Ausbildung einer Kernplatte zu Stande. Diese macht sich Anfangs nur durch eine dichtere Ansammlung von Chromatinpartikeln auf einer den Kern durchziehenden Linie bemerkbar (*a* in Figg. 36, 38, 39). Diese Granulation wird immer stärker (*b* in Figg. 36 und 38), und schließlich sieht man zwei Kerne dicht an einander liegen, deren einander zugekehrte Wände ziemlich geradlinig sind (*c* in Fig. 37). Gleichzeitig mit der Ausbildung einer Kernplatte tritt zuweilen auch eine Einschnürung des Kernes von einer oder beiden Seiten her auf (*d* in Figg. 37 und 38). Solche Einschnürungen können aber auch ohne Ausbildung einer Kernplatte vorkommen und so für sich allein die Theilung bewirken (*e* in Fig. 37). Manchmal finden sich, besonders bei Asopus bidens, auch biskuit- bis hantelförmige Kerne (*h* in Fig. 36), die wohl auch auf Theilungsvorgänge hinweisen, indem das die beiden Kernhälften verbindende Stück immer schmäler wird und endlich ganz durchreißt. Bei allen diesen Theilungsmodi sind die resultirenden Theilstücke eines Kernes durchaus nicht immer gleich groß, sondern es kann sich ein beliebig großes Stück auf eine der angegebenen Arten abschnüren. Ferner kommt es oft vor, dass ein Kern gleichzeitig in mehrere Stücke zerfällt, oder dass wenigstens, bevor eine Theilung vollendet ist, schon eine neue an einer anderen Stelle des Kernes beginnt, so dass ganz seltsam gestaltete Kerne zu Stande kommen (*g* in Fig. 37). Dabei können sich an verschiedenen Stellen eines und desselben Kernes verschiedene Arten der Amitose geltend machen (*f* in Fig. 37). Einige Mal fand ich auch typische Lochkerne und zwar bei Pentatoma fuscipinum, Syromastes marginatus und Asopus bidens. Drei davon sind in den Figg. 39, 40, 41 dargestellt. Doch konnte ich mir hier nicht darüber klar werden, ob ich es mit Theilungsvorgängen zu thun hatte, oder ob die Löcher lediglich Anzeichen von beginnendem Zerfall der betreffenden Kerne waren. Mit unzweifelhafter Sicherheit dokumentiren sich die Lochkerne als Stadien der Amitose dagegen bei Harpactor subapterus, wo sie unter den mehr nach hinten gelegenen Nährzellkernen recht häufig auftreten. Hier zeigt sich zuerst im Kern eine ziemlich central gelegene, runde Stelle, die sich Farbstoffen gegenüber wie das Zellplasma verhält; nur ist sie dunkler tingirt als dieses. Dass sie ein wirkliches Loch, und nicht bloß eine veränderte Partie des Kernes ist, geht klar daraus hervor, dass sie allseitig von der scharf hervortretenden Kernmembran begrenzt wird. Auch lässt sich beim Verfolgen eines solchen Kernes durch mehrere Schnitte deutlich erkennen, dass er wirklich durchbohrt ist. Das Loch kann nun entweder nur nach einer Seite durchbrechen und es entstehen dann eigenthümlich gestaltete Kerne, wie die in Figg. 43 und 44 dargestellten. Oder aber das Loch bricht gleichzeitig, oder doch kurz nach einander, nach zwei Richtungen durch (Figg. 45 und 46). Dann resultiren zwei Kerne (Figg. 47 und 48), an deren Kontouren man ihre Entstehungsweise noch deutlich erkennen kann. Ähnliche Lochkernbildungen sind von Reinke, Bellonci, Meves und Anderen auf abnorm verlaufende Mitosen zurückgeführt worden. Ich habe bei den geschilderten Kernen auch nicht die geringsten Andeutungen für eine solche Entstehung auffinden können. Sie ist in diesem Falle ja auch von vorn herein höchst unwahrscheinlich. Denn die Lochkerne treten immer erst in den am meisten nach hinten gelegenen Nährzellen auf, also in einer Gegend, wo karyokinetische Processe längst nicht mehr anzutreffen sind. Gleichzeitig mit der Ausbildung des Loches können übrigens an ein und demselben Kern auch die anderen vorher geschilderten Arten der Amitose auftreten, wie dieses zum Beispiel der eine der in Fig. 49 abgebildeten Kerne recht gut zeigt.

---

[1] Preusse und de Bruyne geben übereinstimmend an, dass die Endkammer außen von einer Lage kleinerer Kerne begrenzt wird, welche sich mitotisch theilen. Bei allen von mir untersuchten Arten fehlt diese periphere Partie kleinerer Kerne.

Deutliche Anzeichen dafür, dass der Amitose der Nährzellkerne eine Zelltheilung folge, sind mir nicht zu

Gesichte gekommen. De Bruyne ist es eben so gegangen. Preusse dagegen sah auf seinen Präparaten »einige wenige Bilder«, die ihm für Zelltheilung zu sprechen schienen. Das heißt, er fand einige Mal Zellen, die auf zwei gegenüberliegenden Stellen Einschnürungen erlitten hatten. Ich will desshalb die Möglichkeit, dass der Amitose in der Endkammer auch einmal eine Theilung der Zelle folgt, nicht strikt verneinen. Jedenfalls ist es aber eine ungewöhnliche und höchst seltene Erscheinung.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der Amitose macht sich ein starker Zerfall der Nährzellen bemerkbar. Je weiter nach hinten und je näher dem centralen, fibrillär gestreiften, protoplasmatischen Raum die Zellen liegen, um so stärkere Degenerationserscheinungen weisen sie auf. Die Zellmembranen verschwinden und im Plasma treten Fäden oder Fibrillen auf, die sich direkt in die des protoplasmatischen Raumes fortsetzen. Gleichzeitig sind die Kerne immer größer, ihre Formen immer abenteuerlicher geworden. Die amitotischen Vorgänge scheinen sich immer schneller zu wiederholen, ja einige Kerne zerfallen offenbar gleichzeitig in eine größere Anzahl von Theilstücken. Im protoplasmatischen Raum selbst lässt sich aufs deutlichste der vollkommene Zerfall der Kerne verfolgen, nachdem das Zellplasma selbst schon vorher zu Grunde gegangen ist, respektive sich in die eigenthümliche, fädige Substanz verwandelt hat. Auch an den Kernen wird zuerst die Membran aufgelöst; dann verschwindet auch das bis dahin durch seine helle Farbe kenntliche Kernplasma, und es bleibt nur eine Anhäufung von Chromatin übrig; auch diese ist bald nicht mehr sichtbar, und nur die Nucleolen und die allergrößten Chromatinbrocken deuten noch die Stellen an, wo früher ein Kern lag, bis auch sie der allgemeinen Auflösung verfallen. Den hintersten Theil der Endkammer bildet das sogenannte Keimlager. Es ist dieses eine Ansammlung kleiner Kerne, zwischen denen die jüngsten Keimbläschen liegen. Im Keimlager habe ich eben so wenig wie de Bruyne jemals Amitosen gefunden. Dagegen sind zahlreiche, bei jungen Thieren sogar massenhafte Mitosen zu bemerken. In direktestem Gegensatz zu diesen Befunden stehen die Resultate Preusse's. Er giebt an, dass er im Keimlager sämmtlicher von ihm untersuchten Hemipteren sehr häufig Kerne beobachten konnte, deren Formen auf amitotische Theilung hinwiesen. Dagegen hat er Mitosen nur selten, bei Notonecta und Reduvius sogar nie gefunden. Er meint daher, dass auch im Keimlager der amitotische Theilungsvorgang die Regel ist. Ich kann mir dieses eigenthümliche

Ergebnis der PREUSSE'schen Arbeit, das dem Autor selbst befremdend erscheint, nur dadurch erklären, dass ihm nur Eiröhren sehr alter Thiere vorgelegen haben, bei denen die Bildung von Eifächern bereits größtentheils beendet war. Dann wäre es möglich, dass auch im Keimlager die Neubildung der Zellen fast ganz aufgehört hat, da für die wenigen noch zu bildenden Follikel die bereits vorhandenen Zellen genügten. Für diese meine Ansicht spricht noch besonders der Umstand, dass PREUSSE immer von Eiröhren mit sehr zahlreichen Eifächern spricht, niemals aber solche erwähnt, bei denen erst wenige Eifächer gebildet sind.

In einem ähnlichen Widerspruch, wie PREUSSE zu DE BRUYNE und mir, befinden sich auch zwei ältere Autoren in Bezug auf das Keimlager der Feuerwanze. WILL (45) vermisste in demselben die Mitosen gänzlich, während WIELOWIEJSKI (44) stets eine ganze Menge ganz typischer karyokinetischer Figuren fand und daher meint, WILL müsse sie einfach übersehen haben. Dass die Mitosen etwa im Keimlager, wie das in anderen Fällen vorkommt, periodisch auftreten, kann ich nicht gut annehmen. Denn es müsste doch ein ganz merkwürdiger Zufall sein, dass ich sie bei 13 verschiedenen, meist an mehreren Vertretern untersuchten Arten, im Ganzen also an über 50 Exemplaren, immer in jeder Eiröhre in großer Anzahl antraf.

b. Amitose im Follikelepithel.

Das Follikelepithel ganz junger Eier, die eben erst aus der Endkammer ausgetreten sind, ist mehrschichtig und besteht aus kleinen Zellen, welche noch ganz den Zellen des Keimlagers gleichen. Sie haben nur sehr wenig Zellplasma; das Kernplasma ist dicht und fein granulirt. Bei den Pentatoma-Arten und bei Asopus bidens enthält jeder Kern einen deutlichen Nucleolus, bei den übrigen mir vorliegenden Species fehlt ein solcher dagegen, und das Chromatin ist in einige große Schollen zerfallen. Mitosen treten in dem mehrschichtigen Epithel ganz junger Eifollikel ziemlich zahlreich auf. Wenn das Ei heranwächst wird das Epithel einschichtig, worauf bereits BRANDT (3) aufmerksam gemacht hat. Dabei wachsen die Epithelzellen bedeutend. Sie stellen jetzt hohe, dicht gedrängte Cylinderzellen dar. Die Kerne, die sich ebenfalls vergrößert haben, liegen ziemlich in der Mitte der Zelle, doch etwas nach außen gerückt. Quer zu der Längsachse der Zellen reichen die Kerne nach allen Seiten bis an die jetzt sehr deutliche Zellmembran heran (Figg. 51 und 52). Daher kommt es, dass man auf Flächenschnitten in der Höhe der Kerne fast nur diese bemerkt (Figg. 53, 54 und 55). Die polygonal, meist sechseckig begrenzten Zellterritorien treten erst auf den folgenden Schnitten der Serie auf.

Im bereits einschichtig gewordenen Epithel treten Mitosen nur noch ganz ausnahmsweise auf und verschwinden bald völlig. Dagegen zeigen sich jetzt häufig Amitosen, und bald unterliegen alle Kerne ausnahmslos diesem Theilungsmodus. Hier ergiebt sich ein wichtiger Unterschied zwischen meinem Material und den von PREUSSE und DE BRUYNE untersuchten Hemipteren, besonders Nepa. Bei diesen beschreiben die genannten Forscher Mitosen aus bereits ziemlich alten Eifächern, in denen sich die Amitose schon in ausgedehntem Maße geltend gemacht hat. PREUSSE fand bei Nepa häufig bis zum sechsten, einmal sogar bis zum neunten Eifach noch karyokinetische Figuren. Bei meinen Arten enthielt dagegen immer nur das allerjüngste von den bereits mit einschichtigem Epithel versehenen Eifächern noch Kerne, die in indirekter Theilung begriffen waren. Die beiden Kerntheilungsmodi sind also bei den von mir untersuchten Wanzen viel schärfer geschieden.

Die Amitose verläuft im Follikelepithel in viel einförmigerer Weise als in der Endkammer. Fast durchweg geschieht sie durch Ausbildung einer Kernplatte (Figg. 51, 52, 53, 54), zuweilen in Verbindung mit einer beiderseitigen Einschnürung. Nur sehr selten scheint die Theilung durch Einschnürung allein vor sich zu gehen. Hantelförmige Kerne oder Lochkerne, wie ich sie in der Endkammer sah, und wie sie PREUSSE auch für das Follikelepithel angiebt, sind mir nie zu Gesichte gekommen. Die Amitose scheint ziemlich langsam zu verlaufen oder nur allmählich, und nicht bei allen Zellen gleichzeitig aufzutreten. Denn man findet sie in Follikeln von ziemlich verschiedenem Alter. Das zeigt ein Blick auf die Figg. 51—57, wenn man dabei die verschiedene Größe der bei gleicher Vergrößerung gezeichneten, in Amitose begriffenen Kerne vergleicht. In älteren Follikeln, wie in den zu den Figg. 58—62 gehörigen, hat aber schließlich doch jede Zelle zwei Kerne. Wo dieses scheinbar nicht der Fall ist, kann man sich durch Vergleichen der benachbarten Schnitte leicht überzeugen, dass dieser Schein nur durch eine für die betreffende Zelle ungünstige Schnittrichtung herbeigeführt worden ist. Besonders wenn die einzelnen Zellen längsgeschnitten sind, kann diese Täuschung leicht entstehen, indem das Messer nur den einen Kern trifft. Eine Betrachtung der Figuren zeigt dieses ganz klar. Daher fand ich scheinbar einkernige Zellen fast nie auf tangential durch die Follikel gelegten Schnitten, weil bei diesen die Zellen quer geschnitten werden. Bei sorgfältiger Durchmusterung guter Schnittserien muss aber jede Täuschung bald schwinden. Leicht kann eine solche dagegen bestehen bleiben bei der von PREUSSE namentlich für ältere Eifächer beliebten Methode des Abpinselns von Epithelstücken. Denn bei solchen auf dem Objektträger ausgebreiteten Epithelstücken kann es nur zu leicht vorkommen, dass unter dem Mikroskop ein Kern den andern verdeckt. So habe ich denn auch auf nach der PREUSSE'schen Methode angefertigten Präparaten stets mehrere scheinbar einkernige Zellen gesehen. Ich glaube daher, dass die einkernigen Zellen, welche PREUSSE abbildet, durchaus auf so entstandenen Täuschungen beruhen. DE BRUYNE scheint mit mir die Ansicht zu theilen, dass in älteren Follikeln nur zweikernige Zellen vorhanden sind; jedenfalls spricht er nirgends von einkernigen. Ich habe daher allen Grund anzunehmen, dass das geschilderte Verhalten auch für Nepa und Notonecta und die anderen von PREUSSE beschriebenen Arten zutrifft. Eine eigenthümliche Ausnahme muss ich dagegen noch erwähnen. In einer Eiröhre von Asopus bidens fand ich zwei vierkernige Zellen und eine dreikernige (Figg. 63 und 64). Bei letzterer war der eine Kern, der an Größe ungefähr den anderen beiden zusammen gleich kam, seinerseits wieder in Theilung begriffen. Die Zelle befand sich also in einem Stadium, das zu einem solchen mit vier Kernen hinüberleitet. Ähnliche Fälle, dass sich nämlich einer oder beide Kerne einer Zelle noch einmal theilen, hat auch DE BRUYNE bei Nepa beobachtet, aber ebenfalls nur sehr selten. Die drei mehrkernigen Zellen lagen in Follikeln, welche sonst keine Amitosen mehr enthielten. Desswegen, und weil sie alle drei einer und derselben Eiröhre angehörten, halte ich sie für abnorme Erscheinungen.

Im Verlauf der Entwicklung des Eies bis zur Ausstoßung desselben machen die Kerne des Follikelepithels interessante Veränderungen durch. Vor allen Dingen nehmen sie rasch an Größe zu. Auch die zugehörigen Zellen wachsen beträchtlich. Daher sieht man bei älteren Follikeln auch auf Tangentialschnitten die Kerne stets in einem größeren Zellterritorium liegen (Figg. 56, 58, 61). Das Kernplasma, das in jungen Follikeln sehr fein und dicht granulirt erschien, wird homogener und nimmt an Tinktionsfähigkeit zu. Das Chromatin liegt regellos in größeren und kleineren mannigfaltig gestalteten Brocken im Kern zerstreut. Ein deutlicher Nucleolus bleibt nur bei den Pentatoma-Arten und bei Asopus bidens erhalten.

Gegen das Ende der Entwicklung des Follikels tritt in den Kernen zuweilen wieder eine dichte, sehr grobe Granulirung auf. Die interessantesten Umwandlungen beziehen sich aber auf die Gestalt und gegenseitige Lage der Kerne. Die Kerne stellen sich bald alle so ein, dass ihre Längsachse senkrecht zur Follikelwand steht. Während sie Anfangs dicht an einander gepresst lagen und eine ziemlich ebene Berührungsfläche zeigten, rücken sie während des starken Wachsthums der Zelle etwas aus einander. Und zwar entfernen sie sich besonders in der Mitte von einander, während sie an den Enden einander genähert bleiben. Dadurch resultirt ein in der Mitte breiter, nach den Enden spitz zulaufender Zwischenraum zwischen den beiden Kernen einer Zelle, wie dieses bereits von PREUSSE und KORSCHELT (18) genau beschrieben worden ist. Die Kerne nehmen dabei eine sehr charakteristische Gestalt an. Auf Schnitten erscheinen sie, wie PREUSSE sehr treffend bemerkt, als zwei Halbmonde, die einander ihre Hörner zukehren. Besonders instruktiv zeigen dieses Verhalten die Figg. 58 und 61. Wenn man diese Kerne aus einer Schnittserie konstruiren wollte, so würden sie schüsselförmig erscheinen, oder man würde, wie KORSCHELT (18) sagt, zwei etwas ausgehöhlte Kugelabschnitte erhalten. Der Zwischenraum zwischen zwei Kernen ist von einem besonders dunklen Plasma erfüllt. Ein Hof von solchem veränderten Plasma umgiebt auch häufig die Kerne von außen; oder die dunklere Zellsubstanz setzt sich an den spitzen Enden des Zwischenraumes in die Umgebung der Kerne fort. Besonders stark sind die dunklen Höfe bei Alydus calcaratus (Figg. 61 und 62) ausgebildet. Hier erreichen sie nach der Außenwand und nach den Seitenwänden der Zelle die Zellgrenzen. Auf Tangentialschnitten (Fig. 61) erhält man daher bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck, als ob die einzelnen Zellen durch Brücken von dunklerem Protoplasma in Verbindung ständen. Doch bleiben die Zellmembranen immer deutlich erhalten. Die veränderte Beschaffenheit des Zellplasmas zwischen den Kernen und in der Umgebung derselben ist wohl mit Sicherheit als ein Produkt der physiologischen Thätigkeit der Kerne selbst zu betrachten. Dafür spricht noch besonders der Umstand, dass die Kerne an ihren einander zugekehrten Wänden eine ziemlich unregelmäßige Begrenzung zeigen. Diese Ausbuchtungen der Kerne gegen den dunklen Zwischenraum halte ich für pseudopodienähnliche Fortsätze, die in der lebenden Zelle wohl viel bedeutender ausgebildet sein dürften, als am fixirten Material. Sehr starke pseudopodienähnliche Fortsätze bilden bekanntlich die KOR-

SCHELT'schen sogenannten Doppelzellen von Nepa und Ranatra. Nun sind diese ja aber nichts Anderes als besonders riesig entwickelte Follikelzellen. Und auch an den Kernen des Follikelepithels selbst hat BRANDT (3) bei verschiedenen Insekten an lebendem Material eine starke amöboide Beweglichkeit wahrnehmen können. Eben so wie KORSCHELT (19), bin auch ich der Ansicht, dass die Kerne eine besondere Bedeutung für die sekretorische Funktion der Zelle haben. Dabei bleibt es allerdings noch fraglich, ob die Kerne selbst die Substanzen secerniren, welche die Zelle an das reifende Ei abgiebt, oder ob durch ihre Thätigkeit nur eine Veränderung des Zellplasmas bewirkt wird, die dieses in den Stand setzt, Dotter und Chitin zu produciren. Es zeigt sich also auch hier der innige Zusammenhang zwischen sekretorischer Funktion einer Zelle und Amitose ihres Kernes, wie ihn ZIEGLER in seiner Arbeit »über die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen (48)« bespricht. Die Bedeutung der Amitose liegt hier offenbar in der Vergrößerung der Kontaktfläche zwischen Zellplasma und Kern, welche Ansicht ebenfalls bereits von KORSCHELT (19) ausgesprochen und durch zahlreiche Beispiele belegt worden ist.

Nicht bei allen von mir untersuchten Arten zeigen die Kerne des Follikelepithels die beschriebene charakteristische Gestalt und gegenseitige Lage. Bei Pyrrhocoris apterus und Corizus hyoscyami (Figg. 65 und 66) bleiben die Kerne vielmehr ganz nahe bei einander liegen, oder zeigen höchstens ganz kleine Zwischenräume. Dabei behalten die Kerne zeitlebens eine mehr rundliche Gestalt. Auch ist ihre Stellung gegen die Follikelwand keine so regelmäßige, wie bei den oben besprochenen Arten. Häufig sieht man die beiden Kerne einer Zelle auch hinter einander liegen. Dunkle Höfe um die Kerne treten zuweilen auf, sind aber immer nur wenig stärker tingirt, als das übrige Zellplasma. Wie im zweiten Theile dieser Arbeit berichtet wurde, geschieht die Bildung des Chorions bei Pyrrhocoris apterus in völlig anderer Weise, als bei den übrigen Wanzen. Sollte das vielleicht in Zusammenhang stehen mit dem von den anderen Arten abweichenden Verhalten der Kerne? Von Corizus hyoscyami stand mir leider kein Exemplar mit begonnener Chorionbildung zur Verfügung. Wenn die Bildung des Chorions vollendet ist, verlieren die Kerne wieder ihre eigenthümliche Gestalt und Lage. Die dunklen Höfe verschwinden, die Kerne rücken weiter aus einander und runden sich ab, wobei sie zuweilen eine ganz bedeutende Volumverminderung erleiden. Sie haben eben ihre Mission erfüllt und gehen sichtlich ihrem Untergang entgegen. Fig. 68 zeigt sehr anschaulich das Verhalten der Kerne in solch einem alten Epithel. Im leeren Follikel endlich sind die Kerne bald rundlich, bald lang gestreckt, sie liegen bald nahe an einander, bald ziemlich weit entfernt. Diese Verschiedenheit in der Gestalt, wie in der Lage, wird bedingt durch die sehr verschiedenen Druckverhältnisse in den verschiedenen Gegenden des zusammengedrückten und gefalteten Follikels. Schon in eben erst entleerten Follikeln machen sich Degenerationserscheinungen bemerkbar (Figg. 69 und 70). In den Zellen treten Vacuolen und Fetttropfen auf, das Kernplasma färbt sich ganz dunkel; dann schwinden allmählich die Zellgrenzen, bis schließlich in einer vollkommen degenerirten Grundmasse nur noch die Überreste einiger Kerne durch ihre dunkle Farbe erkennbar sind. Dass in leeren Follikeln sich noch Amitosen abspielen, wie PREUSSE angiebt, halte ich für gänzlich ausgeschlossen. Auch DE BRUYNE hat nie etwas Derartiges gesehen.

Was nun die Frage anbetrifft, ob im Follikelepithel die Amitose Zelltheilungen nach sich ziehe, so befinde ich mich auch hier wieder in vollster Übereinstimmung mit DE BRUYNE und in schärfstem Gegensatz zu PREUSSE. Für das Follikelepithel muss ich die aufgeworfene Frage sogar ganz strikt verneinen, während ich für die Endkammer die Möglichkeit offen ließ, dass in ganz seltenen Fällen vielleicht auch einmal der Amitose eine Zelltheilung folge. PREUSSE führt für seine Ansicht einige Gründe an, deren Beweiskraft mir nicht eben groß erscheint. So hat PREUSSE in älteren Follikeln häufig einkernige Zellen beobachtet. Da aber PREUSSE von älteren Eifächern keine Schnittserien anfertigte, sondern sich auf die Untersuchung abgepinselter Epithelstücke beschränkte, so ist er zweifellos oft in die oben erwähnte Täuschung verfallen. Ferner ist es ja vielleicht auch möglich, dass abnormer Weise einmal in einer Zelle die Amitose des Kernes unterblieben ist, und die Zelle so bloß einen Kern enthielt. Für sehr wahrscheinlich halte ich dieses allerdings nicht. Als wichtigstes Argument giebt PREUSSE ferner an, dass er öfter Einschnürungen an den Zellmembranen beobachtete. In einigen Fällen sollen diese so weit gegangen sein, dass eine biskuit- oder hantelförmige Gestalt der Zelle resultirte. PREUSSE's Abbildungen solcher Fälle sehen allerdings ganz so aus, als ob die betreffenden Zellen im Begriffe seien sich durchzuschnüren. Dennoch bin ich der Meinung, dass es sich hier gar nicht um eine Zelle, sondern jedes Mal um zwei handelt, und PREUSSE nur die trennende Zellmembran übersehen hat. Dafür spricht noch, dass in beiden Figuren PREUSSE's

(34, Figg. 32 u. 18) die eingeschnürte Zelle drei Kerne enthält, auf der einen Seite der Einschnürungen zwei in typischer Gestalt und Lage, auf der anderen Seite einen. Jedenfalls aber haben de Bruyne und ich bei Anwendung der viel sichereren Schnittmethode niemals ähnliche Bilder erhalten. In der Zusammenfassung seiner Resultate spricht Preusse noch folgende Sätze aus: »Ein schlagender Beweis für die reiche Vermehrung der Zellen würde durch genaue Vergleichung der Zahl der Epithelzellen in jüngeren und älteren Eifollikeln zu geben sein. Meine Absicht, derartige Zählungen anzustellen, wurde leider dadurch verhindert, dass ich genöthigt war, meine Untersuchungen abzuschließen. Immerhin kann ich nach meinen Beobachtungen mit Sicherheit annehmen, dass zwischen den letzten Eifächern, in denen Mitosen reichlicher vorkommen und zwischen den Endfollikeln der Eiröhre ein erheblicher Zahlenunterschied der Epithelzellen zu Gunsten der älteren Follikel besteht.« Obgleich ich nun schon durch den ganzen Verlauf meiner Untersuchung die sichere Überzeugung gewonnen hatte, dass Zelltheilungen im Follikelepithel niemals vorkommen, führte ich doch, um nichts unversucht zu lassen, die von Preusse verlangten Zählungen bei einer Anzahl von Eiröhren aus. Ich wählte zu diesem Zweck Serien aus, deren Schnittrichtung möglichst genau senkrecht zur Querachse der Eifollikel stand. Aus solchen Serien suchte ich für die Zählung jedes Mal wieder einen Schnitt aus, der möglichst central durch die einzelnen Eifächer gelegt war, so dass alle Follikel gleichmäßig in einem größten Umkreis geschnitten waren. Meine auf solchen Schnitten an verschieden alten Follikeln je einer Eiröhre ausgeführten Zählungen ergaben mir folgende, auf der umstehenden Tabelle verzeichnete Resultate.

Wie man sieht, zeigen sich keineswegs so bedeutende Zahlenunterschiede zwischen den Zellen älterer und jüngerer Follikel, wie Preusse sie erwartete. Selbst der extremste Fall einer Eiröhre von Alydus calcaratus, wo der ältere Follikel ein Plus von 13 Zellen gegenüber dem jüngeren aufweist, spricht keineswegs für eine Vermehrung der Zellen durch Theilung. Denn auch hier ist die genannte Differenz so gering, im Vergleich zu der großen Zahl von Zellen, die in einem Umkreis des Follikels liegen, dass sie sehr wohl auf Rechnung irgend welcher Zufälligkeiten geschrieben werden kann. Da die Kerne aller Zellen sich amitotisch theilen, so müsste man eine Verdoppelung der Zahl der Zellen erwarten, wenn der Amitose wirk-

Zahl der Zellen in einem größten Umkreise des Eies.

	Ganz junges E	Älteres Ei	Bereits mit Chorion versehenes Ei
Syromastes marginatus	76 Zellen	76 Zellen	
- -	98 -	95 -	
Pentatoma nigricorne	95 -	100 -	99 Zellen
- -	112 -	110 -	
- -	105 -		108 -
Pentatoma dissimile	106 -	111 -	
- -	110 -	112 -	
- -	120 -	125 -	
Asopus bidens	107 -	110 -	
- -	118 -	117 -	115 -
Alydus calcaratus	80 -		93 -
- -	73 -	74 -	76 -
- -	91 -	95 -	92 -

lich eine Zelltheilung folgen würde. So wird der von Preusse aus den Zählungen erwartete schlagende Beweis für seine Behauptungen vielmehr zu einer Stütze der von de Bruyne und mir vertretenen Auffassung.

Bei meiner bisherigen Darstellung ist eine Gruppe von Zellen ganz außer Acht gelassen worden, nämlich die am hinteren Ende eines jeden Eies gelegene Partie von kleinen, bindegewebsartigen Zellen (Figg. 7, 8 und 9). Auch bei diesen tritt jedenfalls regelmäßig Amitose auf. Denn so weit sich Zellgrenzen überhaupt sicher nachweisen lassen, liegen auch hier immer zwei Kerne in einer Zelle. Ob hier Zelltheilung der Amitose folgt, lässt sich direkt sehr schwer entscheiden. Denn die Zellen liegen dicht gedrängt und zwischen einander eingeschoben, und Zellgrenzen sind, zumal in älteren Eifächern kaum mit Sicherheit zu erkennen. Dagegen lässt sich aus der Lage der Kerne meist gut erkennen, dass auch hier gewöhnlich zwei Kerne zu einer Zelle gehören. Ich halte mich daher für berechtigt, meine am Epithel der Follikel gewonnenen Resultate auch für diese Zellgruppen zu verallgemeinern. Wenigstens liegt zu einer anderen Auffassung gar kein Grund vor. Allerdings tragen diese Zellen einen wesentlich anderen Charakter, wie die großen Epithelzellen des Follikels. Eine sekretorische Funktion kommt ihnen wahrscheinlich nicht zu. Doch haben sie ja dieselbe Abkunft wie die Epithelzellen. Beide Arten von Zellen differenziren sich aus demselben Muttergewebe, den kleinen Zellen des Keimlagers. Da nun für den größeren Theil der im Keimlager gelegenen Zellen, welche später einer intensiven, sekretorischen Funktion vorstehen, die Amitose offenbar von größter Bedeutung ist, so ist es wohl nicht unwahrscheinlich, dass die Tendenz zur direkten Theilung allen Zellen des Keimlagers innewohnt und sich auch bei denjenigen geltend macht, für welche der eigentliche Grund derselben, die intensive sekretorische Funktion, fortgefallen ist.

Bemerken möchte ich noch, dass ich, eben so wenig wie PREUSSE, irgend welche Übergänge von der Amitose zur Mitose gefunden habe. Die Amitose im Ovarium der Hemipteren ist also wohl nicht, wie in manchen anderen Fällen, aus abnormen Mitosen hervorgegangen, sondern der Vorgang ist anderer Art und anderen Ursprungs.

In Bezug auf die Centrosomen haben meine Untersuchungen dasselbe negative Resultat gehabt, wie die PREUSSE'sche Arbeit. Trotz ausgezeichneter Konservirung und trotz der Anwendung der speciellen Centrosomenfärbemittel habe ich nie mit Sicherheit Centrosomen oder Sphären finden können.

Zusammenfassung und Schluss.

Wenn ich aus meinen Untersuchungen über die Amitose im Ovarium der Hemipteren die Summe ziehe, erhalte ich folgende Resultate, die in bester Übereinstimmung stehen mit den thatsächlichen Befunden DE BRUYNE'S und mit der von H. E. ZIEGLER und VOM RATH aufgestellten Theorie über die biologische Bedeutung der Amitose der Metazoen[1]. Die Amitose in den Ovarien der Hemipteren ist beschränkt auf zwei Theile dieses Organs, auf die Nährzellen und das Follikelepithel. Der Amitose kommt keinerlei regeneratorische Bedeutung zu. Ein Kern, der sich einmal amitotisch getheilt hat, ist nicht mehr im Stande, sich karyokinetisch zu theilen. Die Amitose der Kerne ist niemals die Veranlassung zu einer nachfolgenden Zelltheilung. Das Auftreten der Amitose bezeichnet immer das sofortige oder baldige Aufhören jeder Kerntheilung.

Hinweisen möchte ich noch auf den principiellen Unterschied, den die beiden genannten Gewebe in Bezug auf die Kerntheilung aufweisen, und der in der bisherigen Litteratur noch nicht genügend berücksichtigt worden ist. Wie oben dargestellt, können sich die Nährzellkerne auf sehr verschiedene Weise theilen, durch Ausbildung einer Kernplatte, durch Einschnürung von einer oder beiden Seiten her, durch Kombination dieser beiden Theilungsmodi, endlich durch Bildung von Lochkernen. Ferner zerfallen die Nährzellkerne häufig in mehrere, verschieden große Theilstücke. Auch folgen zuweilen einige Amitosen auf einander, so dass mehrkernige Riesenzellen entstehen. Ganz anders verhalten sich die Zellen des Follikelepithels. Alle Kerne theilen sich auf fast ganz gleiche Weise. Die Theilungen wiederholen sich, abgesehen von abnormen Fällen, nicht. Sondern jede Zelle behält bis an das Ende ihrer Existenz die zwei, durch die Amitose entstandenen, ungefähr gleich großen Kerne. Ja die Kerne bleiben, so lange ihre eigentliche Funktion dauert, in so engen Beziehungen zu einander, dass man sagen könnte, sie bilden, obgleich morphologisch getrennt, eine physiologische Einheit.

---

[1] Die genannten Forscher haben ihre Theorie ausdrücklich auf die Metazoen beschränkt. Die verschiedenen Arten der Kerntheilung, welche bei Protozoen beobachtet sind, konnten bisher noch nicht unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gebracht werden. Für die Metazoen dagegen kann die Mitose als der typische Theilungsmodus gelten; die Amitose in Geweben von Metazoen darf mit jener primitiven Amitose, wie sie bei Protozoen vorkommt, nicht zusammengestellt werden.

Eben so verschieden wie die Kerntheilungsverhältnisse ist auch die physiologische Bedeutung der beiden Gewebe. Allerdings kommt beiden die Aufgabe zu, Material für das wachsende Ei zu liefern; aber dieses geschieht in wesentlich verschiedener Weise. Die Nährzellen verfallen sammt ihren Kernen nach dem Auftreten der Amitose bald einer völligen Auflösung, und ihr gesammtes Material wird für die Bildung des Eies aufgebraucht. Wesentlich anders ist das Schicksal der Follikelzellen. Sie secerniren zuerst Dotter für das reifende Ei und bilden später das Chorion und die Schleimhülle. Sie bleiben dabei, mit Ausnahme von Pyrrhocoris apterus in ihrem Bestande erhalten, bis die Eihüllen fertig sind und degeneriren erst, nachdem das reife Ei den Follikel verlassen hat.

Die Kerntheilungsvorgänge der Nährzellen fallen unter den einen Gesichtspunkt der ZIEGLER'schen Theorie, dass nämlich Amitosen in »alten, abgenutzten Geweben« erscheinen und »folglich auch da, wo Zellen nur eine vorübergehende Bedeutung haben«. Für das Follikelepithel tritt dagegen ein anderer Fall ein, den ZIEGLER folgendermaßen charakterisirt: »Amitose tritt hauptsächlich in Zellen auf, die in Folge besonderer Specialisirung einem ungewöhnlich intensiven Sekretions- oder Assimilationsprocess vorstehen.«

Man könnte also, so weit das Ovarium der Hemipteren in Frage kommt, sehr gut von zwei verschiedenen Arten der direkten Kerntheilung sprechen, von einer degenerativen und einer sekretorischen Amitose.

Es sei mir zum Schluss noch gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Ernst Haeckel, in dessen Institut ich diese Arbeit ausführen durfte und Herrn Professor H. E. Ziegler für die Überlassung des Themas und für seine liebenswürdige Unterstützung und vielseitige Anregung beim Ausführen meiner Untersuchungen, auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Jena, Zoologisches Institut, März 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. Ayers, On the development of Oecanthus niveus and its Parasits, Teleas. Mem. of the Bost. Soc. Vol. III. 1883.
2. F. Blochmann, Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg. 1886.
3. Al. Brandt, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig. 1878.
4. C. Claus, Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. Diese Zeitschr. Bd. XIV.
5. A. M. Claypole, The embryology and oögenesis of Anurida maritima Guér. Journ. Morph. Boston. Vol. 14. 1898.
6. C. de Bruyne, Contribution à l'Étude physiologique de l'Amitose. Livre Jubilaire dédié à Charles van Bambeke. Bruxelles 1899.
7. C. de Bruyne, Signification physiologique de l'Amitose. Compt. Rend. de l'Association des Anatomistes. 1899.
8. C. de Bruyne, Recherches au sujet de l'intervention de la Phagocytose dans le développement des Invertébrés. Archive de Biologie. T. XV. 1898.
9. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. Hft. 1.
10. W. Flemming, Über das Verhalten der Kerne bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Virch. Arch. Bd. 77. Hft. 1.
11. W. Flemming, Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. II. 1892.
12. W. Flemming, Morphologie der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. III. 1894.
13. Frey und Leuckart, Lehrbuch der Zootomie.
14. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.

15. Huxley, On the agamic reproduction and morphology of Aphis. Transact. of the Linnean Soc. of London. Vol. XXII. 1859.
16. Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.
17. Korschelt, Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta d. Kaiserl. Leop.-Carol. Acad. Bd. LI. 1887.
18. Korschelt, Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Diese Zeitschr. XLV. 1887.
19. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ont. IV. 1891.
20. P. Kramer, Beiträge zur Anatomie der Gattung Philopterus. Diese Zeitschr. Bd. XIX.
21. L. Landois, Anatomie der Bettwanze. Diese Zeitschr. Bd. XIX.
22. L. Landois, Anatomie des Hundeflohs. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XXXIII. 1867.
23. R. Leuckart, Über die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855.
24. F. Leydig, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XXXIII. 1867.
25. F. Leydig, Beitrag zur Kenntnis des thierischen Eies in unbefruchtetem Zustande. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Onth. III. 1889.
26. Lubbock, On the ova and pseudova of insects. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. London. Vol. 149. 1859.
27. H. Ludwig, Über die Eibildung im Thierreich. Arb. aus d. zool.-zootom. Inst. d. Univ. Würzburg. Bd. I. 1874.
28. P. Mayer, Anatomie von Pyrrhocoris apterus L. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875.
29. Meissner, Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Diese Zeitschr. Bd. VI.
30. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1886.
31. F. Meves, Zelltheilung. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1897.
32. Joh. Müller, Über die Entwicklung der Eier im Eierstock bei den Gespenstheuschrecken und eine neu entdeckte Verbindung des Rückengefäßes mit den Eierstöcken bei den Insekten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. XII. 1825.
33. J. Perez, Sur l'histogénèse des éléments contenus dans les gains ovigènes des Insects. Compt. rend. de l'Acad. de Paris. t. CII. 1886.
34. F. Preusse, Über die amitotische Kerntheilung in den Ovarien der Hemipteren. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.
35. O. vom Rath, Über die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. Zool. Anz. 1891. No. 373.
36. O. vom Rath, Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.
37. A. Sabatier, Sur la morphologie de l'ovaire chez les Insects. Compt. rend. de l'Acad. de Paris. t. CII. 1886.
38. A. Schneider, Die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane bei den Insekten. Zool. Beiträge. Breslau. Bd. I. 1885.
39. v. Siebold, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig. 1871.

40. **Stein**, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten, in Monographien bearbeitet. Erste Monographie. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin. 1847.
41. **Ed. van Beneden**, Recherches sur les Dicyémides. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. XLI, XLII. 1876.
42. W. **Waldeyer**, Eierstock und Ei. Leipzig. 1870.
43. A. **Weismann**, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschrift. Bd. XIV.
44. v. **Wielowiejski**, Zur Kenntnis der Eibildung bei der Feuerwanze. Zool. Anz. 1885.
45. L. **Will**, Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von Nepa cinerea L. und Notonecta glauca L. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
46. H. E. **Ziegler**, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung im Thierreich. Biol. Centralblatt. Bd. XI. No. 12. 13.
47. H. E. **Ziegler** und O. **vom Rath**, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralblatt. Bd. XI. No. 24.
48. H. E. **Ziegler**, Über die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
49. H. E. **Ziegler**, Die Entstehung des Periblastes bei den Knochenfischen Anat. Anzeiger. 12. Bd. 1896. p. 365. Anm.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV—XVI.

Außer der Fig. 1 sind alle Zeichnungen mit Hilfe der Camera lucida und bei gleicher Höhe des Zeichentisches angefertigt worden.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Eiröhre von Asopus bidens: *ef*, Endfaden; *a*, kleinzellige Partie an der Spitze der Endkammer; *b*, Nährzellen; *c*, Keimlager; *ek*, Endkammer.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Spitze der Eiröhre von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Spitze der Eiröhre von Pentatoma nigricorne. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Spitze der Eiröhre von Graphosoma nigrolineatum. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Spitze der Eiröhre von Harpactor subapterus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 6. Längsschnitt durch den hinteren Theil der Endkammer einer Larve von Pyrrhocoris apterus. Obj. D. Oc. 2.

Fig. 7. Scheidewand zwischen zwei jungen Eikammern von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 2.

Fig. 8. Scheidewand zwischen zwei älteren Eikammern von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 2.

Fig. 9. Scheidewand am Ende der Eiröhre von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 2.

Fig. 10. Längsschnitt durch das hintere Ende einer Eiröhre von Asopus bidens. Obj. A. Oc. 4.

lf, leerer Follikel eines eben ausgetretenen Eies; *df*, degenerirter Follikel eines älteren Eies; *s*, Scheidewand des letzteren; *es*, Eischale; *ex*, Exochorion; *en*, Endochorion; *sh*, Schleimhülle.

Fig. 11. Schnitt durch das in Bildung begriffene Chorion von Pentatoma nigricorne. Obj. D. Oc. 4.

v, vorn; *h*, hinten; *df*, Deckelfalz.

Fig. 12. Schnitt durch das Follikelepithel und das in Bildung begriffene Chorion von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 2.

Buchstaben wie in Fig. 11.

Fig. 13. Schnitt durch die Eischale von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 4.

Buchstaben wie in Fig. 11.

Fig. 14. Schnitt durch Follikelepithel und in Bildung begriffenes Chorion von Alydus calcaratus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 15. Schnitt durch die Schale eines im Oviduct befindlichen Eies von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 16. Schnitt durch Follikelepithel und Eischale von Pentatoma baccarum. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 17. Schnitt durch die Eischale von Pentatoma nigricorne. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 18—19. Schnitte durch Follikelepithel von Pyrrhocoris apterus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 20. Schnitt durch das Chorion von Pyrrhocoris apterus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 21. Tangentialschnitt durch einen in Umwandlung begriffenen Follikel von Pyrrhocoris apterus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 22. Chorionanhang von Pentatoma baccarum. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 23. Chorionanhang von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 24. Chorionanhang von Pentatoma nigricorne. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 25. Chorionanhang von Pentatoma nigricorne. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 26. Chorionanhang von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 27—29. Schnitte durch Follikelepithel mit Becherbildungszellen von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 30. Schnitt durch Follikelepithel mit fertigem Becher von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 31. Fertiger Becher mit Bildungszellen von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 32. Schnitt durch einen leeren Follikel mit anhängenden Becherbildungszellen von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 33. Schnitt durch Follikelepithel mit Becherbildungszellen von Pentatoma nigricorne. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 34. Schnitt durch Follikelepithel mit Becherbildungszellen von Pentatoma baccarum. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 35. Schnitt durch Follikelepithel mit fertigem Becher und Bildungszellen von Pentatoma baccarum. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 36. Partie aus einem Längsschnitt durch die Endkammer von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 37. Querschnitt durch eine Endkammer von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 2.

Fig. 38. Partie aus einem Längsschnitt durch die Endkammer von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 2.

Fig. 39. Zellen aus der Endkammer von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 40. Zelle mit Lochkern aus der Endkammer von Pentatoma fuscipinum. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 41. Zelle mit Lochkern aus der Endkammer von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 42—50. Zellen mit Lochkernen und durch solche bewirkte Theilungsstadien aus der Endkammer von Harpactor subapterus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 51. Längsschnitt durch Follikelepithel von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 52. Längsschnitt durch Follikelepithel von Pentatoma dissimile. Obj. D Oc. 4.

Fig. 53. Tangentialschnitt durch junges Follikelepithel von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 54. Tangentialschnitt durch junges Follikelepithel von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 55. Tangentialschnitt durch junges Follikelepithel von Alydus calcaratus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 56. Tangentialschnitt durch Follikelepithel von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 57. Längsschnitt durch Follikelepithel von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 58—59. Tangentialschnitte durch Follikelepithel von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 60. Längsschnitt durch Follikelepithel von Syromastes marginatus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 61. Tangentialschnitt durch Follikelepithel von Alydus calcaratus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 62. Längsschnitt durch Follikelepithel von Alydus calcaratus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 63. Vierkernige Zelle aus dem Follikelepithel von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 64. Dreikernige Zelle aus dem Follikelepithel von Asopus bidens. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 65. Tangentialschnitt durch Follikelepithel von Pyrrhocoris apterus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 66. Längsschnitt durch Follikelepithel von Pyrrhocoris apterus. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 67. Längsschnitt durch Follikelepithel von Corizus hyoscyami. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 68. Tangentialschnitt durch ganz altes Follikelepithel von Pentatoma dissimile. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 69. Längsschnitt durch einen leeren Follikel von Pentatoma nigricorne. Obj. D. Oc. 4.

Fig. 70. Tangentialschnitt durch einen leeren Follikel von Alydus calcaratus.

Fig. 71—73. Schnitte durch das Chorion von Asopus bidens mit großen Poren.

Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren.

Von

C. Dawydoff.

(Aus dem zootomischen Kabinet der kaiserl. Universität St. Petersburg.)

Mit Tafel XVII—XVIII und 3 Figuren im Text.

Im Februar 1899 stellte die physiko-mathematische Fakultät der kais. Universität St. Petersburg zur Erlangung der Medaille das Thema »die Regenerationserscheinungen bei einem der Vertreter der Bilateralia zu untersuchen«. Herr Professor WL. SCHEWIAKOFF, in dessen Laboratorium ich arbeite, schlug mir vor, mich mit dieser Frage zu beschäftigen, und rieth mir speciell zu dem Studium einer kleinen lebendiggebärenden Ophiure (*Amphiura* spec.?). Das nöthige Untersuchungsmaterial erhielt ich Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen von Herrn Prof. SCHEWIAKOFF selbst im Winter, und auch die von Herrn Akademiker Prof. A. KOWALEVSKY schon im Frühjahr 1898 aus Sebastopol mitgebrachten Ophiuren gediehen ausgezeichnet und regenerirten in den Aquarien unseres Laboratoriums. Im Frühjahr 1899 begab ich mich im Auftrage der St. Petersburger Naturforschergesellschaft an die biologische Station zu Sebastopol, wo ich meine Studien in entsprechender Richtung fortsetzte. Nach meiner Rückkehr nach St. Petersburg erhielt ich von Neapel eine große Anzahl von Exemplaren einer der Schwarzmeerform *Amphiura* spec.? nahestehenden Art, *Amphiura squamata* Delle Chiaje, welche ich der großen Zuvorkommenheit meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. SCHEWIAKOFF, verdanke, in dessen Laboratorium vorliegende Arbeit auch zu Stande kam.

Bei meinen Untersuchungen bediente ich mich einfacher Methoden. Die besten Resultate bei der Fixirung der Objekte erzielte ich mit folgenden Flüssigkeiten: Mischung von Sublimat und Kupfervitriol, LANG'sche Mischung (Sublimat), Pikrinessigsäure (nach BOVERI), ferner Osmiummischungen, FLEMMING'sche und HERMANN'sche Lösung (mit nachfolgender Safraninfärbung). Die PERENYI'sche Flüssigkeit, welche von verschiedenen Autoren (MICHEL) ganz besonders für die Untersuchung der Regeneration bei Anneliden empfohlen wird, erwies sich als für Ophiuren wenig geeignet wegen zu energischer Wirkung der darin enthaltenen Salpetersäure auf das Kalkskelett der Arme. Die äußerst lebhafte Zersetzung des Kalks bewirkt eine Deformation der Gewebe.

Das beste Mittel zum Entkalken der Arme ist eine 5—6 $^0/_0$ige Lösung von Essigsäure. Schwächere Lösungen wirken überaus langsam, ohne dass dabei ein besonderer Nutzen für die Erhaltung der Gewebe zu bemerken wäre. Ausgezeichnete Resultate erhält man bei der Anwendung von Pikrinsäure. Zur Färbung der Schnitte (5—8 μ) benutzte ich Boraxkarmin, Carmalaun nach P. MAYER, oder Hämatoxylin nach DELAFIELD mit nachfolgender Färbung mit Aurantium oder Pikrin.

Außer den obengenannten, die Hauptmasse meines Untersuchungsmaterials bildenden Formen, standen mir zur Vergleichung einzelne große *Ophiopholis longicauda* (vom Murman) und *Ophioglypha nodosa* (aus dem Weißen Meere) zur Verfügung.

Bevor ich zur Mittheilung der von mir erzielten Resultate übergehe, möchte ich auch an dieser Stelle sowohl Herrn Prof. SCHEWIAKOFF, welcher in erster Linie meine Arbeiten leitete, als auch den Professoren Akademiker A. KOWALEVSKY und WL. SCHIMKEWITSCH, welche mich durch ihren Rath unterstützten — meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

Historische Übersicht.

Unter allen Thieren, welche das Vermögen besitzen, verlorene Theile ihres Körpers zu regeneriren, nehmen die Echinodermen in dieser Hinsicht unzweifelhaft den ersten Platz ein. Formen, wie *Asterias tenuispinus*, *Linckia multifora*, *Ophiactis virens* werden in jedem Lehrbuche der Zoologie als klassische Beispiele für die Regenerationsfähigkeit angeführt.

Die Arbeiten von HAECKEL, KOWALEVSKY, SIMROTH, den beiden SARASIN, LÜTKEN u. A. m. lieferten ein reiches, auf Thatsachen begründetes Material zur Erkenntnis der äußerlichen Erscheinungen bei der Regeneration, und zwar sowohl bei dem Ersatz zufällig verloren gegangener Organe als auch in denjenigen Fällen, wenn das Thier zu

Fortpflanzungszwecken eine Amputation ausführt (Schizogonie). Die Arbeit SIMROTH's erregte in dieser Hinsicht großes Aufsehen in wissenschaftlichen Kreisen. Durch eine Reihe von Untersuchungen wurde darin festgestellt, dass bei den *Asteroidea* nicht nur die Scheibe im Stande ist, abgetrennte Arme wieder von Neuem zu ersetzen (*Asteridae* und *Ophiuridae*), sondern dass auch ein jeder abgeworfene Arm im Stande ist ein vollständiges Individuum zu regeneriren (»Kometenformen« HAECKEL's). Endlich wurde von den beiden SARASIN ein Fall beschrieben, wo das Thier (*Linckia*) am Ende eines verletzten Armes ein neues Individuum regenerirte. Ein noch frappanteres Beispiel der Regenerationsfähigkeit bieten die Holothurien (besonders die *Aspidochirotae*). Abgesehen davon, dass bei einigen *Cucumaria*-Arten eine fehlende Körperhälfte wieder ersetzt werden kann, giebt es bekanntlich Formen, welche, wenn sie gereizt werden, den Darm und die Wasserlungen ausstülpen und abwerfen, um sie hierauf von Neuem zu regeneriren.

In neuester Zeit ist von SLUITER (98) eine ähnliche Erscheinung bei einer Ophiure (*Ophiocnida echinata*) beschrieben worden, doch verlangen alle diese Fälle noch eine eingehendere Untersuchung.

Wir ersehen aus dem oben Angeführten, dass die Regenerationserscheinungen der Echinodermen in faktischer Hinsicht eingehend genug bearbeitet worden sind. Was jedoch die histologischen Vorgänge bei diesen Processen betrifft, so muss man zugeben, dass in dieser Beziehung die Bearbeitung der Frage noch viel zu wünschen übrig lässt.

In gegenwärtiger Zeit spielt die Frage über die Regeneration eine bedeutende Rolle in der Litteratur, da sie in morphologischer Hinsicht unbedingt viel Interesse bietet. Während wir aber über die Anneliden z. B. bereits eine verhältnismäßig große Litteratur besitzen, wurden die Echinodermen bis zur letzten Zeit ganz unberücksichtigt gelassen. Die zuletzt erschienenen Arbeiten (SLUITER und HELEN DEAN KING, 1898) behandeln nur die äußeren Erscheinungen der Regeneration vom experimentellen Standpunkte aus. Nur die Arbeiten von PERRIER (73), und namentlich diejenige von SIMROTH (77) berühren auch die inneren Vorgänge bei der Regenerationserscheinung, und müssen daher an dieser Stelle eingehender besprochen werden. Ein guter Theil der Arbeit E. PERRIER's ist dem Regenerationsprocess der Arme bei *Comatula* gewidmet. Obgleich die ganze Untersuchung ausschließlich auf Beobachtungen intra vitam — mit Ausschluss der Schnittmethode — beruht, so sind seine Angaben, trotz all' ihrer Unvollständigkeit dennoch ziemlich genau. Nach Perrier's Beobachtungen giebt der Ambulacralkanal nach der Amputation durch Knospung einem neuen Kanal den Ursprung, und eben so entsteht die Cölomhöhlung in der Anlage des neuen Armes durch Wuchern der alten Cölomhöhle. Der Autor spricht die Ansicht aus, das hervorragendste Regenerationsvermögen (puissance régénératrice) käme eben dem Ambulacralkanal zu, als einem Organ, welches die Bildung der ersten Knospenanlage bedingt und der Weiterentwicklung der letzteren den ersten Impuls verleiht. Außerdem schreibt Perrier dem Ambulacralkanal auch in rein physiologischer Hinsicht eine große Bedeutung bei der Regeneration zu. »Le canal tentaculaire«, schreibt Perrier, »est bien la partie essentiellement nutritive du bras, puisque c'est lui qui repousse en premier lieu, et que c'est autour de lui que se forment les nouveaux tissus« (p. 74).

Ähnliche Ansichten spricht auch Christo Apostolidès in seiner die Regeneration der Ophiuren nur im Vorübergehen streifenden Arbeit (1882) aus. Die erste eingehende, das Thema mit einer für die damalige Zeit auffallenden Vollständigkeit behandelnde Arbeit, ist diejenige von Simroth. In seinen bekannten Untersuchungen über die Schizogonie bei *Ophiactis virens* beschreibt Simroth ausführlich den Regenerationsprocess amputirter Theile der Körperscheibe und der Arme, wobei er sogar die Einzelheiten der Histogenese der Gewebe (Nervensystem, Muskeln etc.) berührt. Die größte Bedeutung bei der Regeneration kommt nach Simroth der aus den amputirten Theilen des Thierkörpers fließenden Lymphflüssigkeit zu. »Die geronnenen Lymphzellen,« sagt er, »enthalten Kerne, vermehren sich und stellen das gesammte Material vor, aus dem die neue Körperhälfte geformt wird« (p. 520). Auch Ambulacralkanal und Cölom entstehen nach Simroth durch Wuchern der betreffenden alten Organe. Trotz aller ihrer Verdienste erschöpft die genannte Arbeit das Thema noch lange nicht. Seit dem Erscheinen der Simroth'schen Arbeit hat die Embryologie solche Fortschritte gemacht und es haben sich eine solche Menge neuer Fragen in den Vordergrund gedrängt, dass die Anschauungen des Autors dem gegenwärtigen Stand der Frage über die Regenerationserscheinungen nicht mehr entsprechen.

In gegenwärtiger Zeit wird bei der Untersuchung von Regenerationsprocessen die Anforderung gestellt, die Beziehung der embryonalen Keimblätter zu diesen Processen festzustellen, und es müssen zu diesem Zwecke die Regenerationserscheinungen mit der embryonalen Entwicklung der betreffenden Form verglichen werden, was zu der Zeit, als SIMROTH's und PERRIER's Untersuchungen entstanden, noch nicht möglich war.

Biologische Angaben.

Wie bei der Mehrzahl aller Ophiuren überhaupt, regeneriren auch bei der intra vitam beobachteten *Amphiura* die Arme allein. Ein abgeschnittener Arm regenerirt immer, wo der Schnitt auch geführt sein mag, sei es nun am Ende des Armes oder an dessen Basis. Eine Scheibe, deren fünf Arme an ihrer Basis amputirt wurden, geht in den meisten Fällen zu Grunde, obgleich Ausnahmen nicht ausgeschlossen sind. Bleibt dagegen auch nur ein einziger nicht amputirter Arm an der Scheibe, so ist die Regeneration der übrigen Arme sichergestellt. Dabei spielt zweifelsohne das Vermögen des Thieres, noch Bewegungen auszuführen, eine gewisse Rolle.

Obgleich die Regeneration hier mit so großer Leichtigkeit vor sich geht, so bleibt sie doch an Intensität weit hinter Dem zurück, was bei Würmern (z. B. bei Oligochäten) beobachtet wurde.

Die erste Anlage des neuen Armes zeigt sich vier bis fünf Tage nach der Amputation (bisweilen auch später). Ein vollständiges Verschwinden aller Spuren der Regeneration, ganz abgesehen von der Verschiedenheit in der Färbung, konnte ich nicht einmal bei Individuen beobachten, welche gegen acht Wochen in meinem Aquarium gelebt hatten. Ein verhältnismäßig hoher Procentsatz von Ophiuren mit amputirten Armen geht bei auch durchaus sorgfältiger Pflege bald nach der Amputation zu Grunde, indem die Thiere bei lebendigem Leibe von Massen von Infusorien (*Euplotes* u. A. m.) gefressen werden.

Ich habe bereits erwähnt, dass bei *Amphiura* die Arme allein regeneriren. Wird gleichzeitig mit dem Arme ein wenn auch nur kleines Stück der Scheibe selbst mit herausgeschnitten, so geht das Thier zu Grunde, obgleich es bisweilen noch ziemlich lange am Leben bleibt; dies ist auch der Fall, wenn die Scheibe der Ophiure mittendurch geschnitten wird, wobei dann beide Hälften des Thieres noch während zwei bis drei Tagen fortfahren zu leben und herumzukriechen. In dem abgeschnittenen Armstückchen dauert die Lebenskraft sehr häufig nicht nur mehrere Stunden, sondern selbst mehrere Tage an. Das Armstückchen krümmt sich krampfhaft, streckt die Ambulacralfüßchen aus, um sie darauf wieder einzuziehen, kurzum es legt alle Zeichen des Lebens an den Tag. Selbst dann, wenn der abgeschnittene Arm bewegungslos geworden ist, wohnt ihm noch eine

Zeit lang eine gewisse Empfindlichkeit inne, indem er durch Krümmungen auf Reize reagirt.

Unsere *Amphiura* erscheint als ein zum Studium des Phänomens der Autotomie recht wenig geeignetes Objekt. Diejenigen Beobachtungen, welche ich anstellen konnte, bestätigen eine der von mir früher schon[1] ausgesprochenen Schlussfolgerungen, und zwar, dass bei der Autotomie die geringe Dauerhaftigkeit der Gewebe keine unbedeutende Rolle spielt.

Die Ophiuren des Schwarzen Meeres zeigen zweifellos eine geringere Empfindlichkeit gegen Reizungen, als dies für die Seesterne des Golfes von Neapel beschrieben wurde (Preyer, 9).

Degeneration und Zuwachsen der Wunde. Regeneration des Ambulacralkanals. Bildung des Mesoderms.

Sofort nach erfolgter Amputation gehen in dem betreffenden Armstumpfe die komplicirten Processe des Verheilens der Wunde, der Degeneration der verletzten Organ- und Gewebstheile u. A. m. vor sich, welche die Vorläufer der Regeneration im engeren Sinne sind, d. h. der Bildung jener kleinen Knospe, die später anwächst und, indem sie sich differenzirt, zu einem neuen Arme wird. Diese Vorgänge sind außerordentlich verwickelt, und es sind zu ihrer Aufklärung ganz specielle Untersuchungen erforderlich, da sie unbedingt mehr Aufmerksamkeit verdienen, als ihnen von den Forschern bisher geschenkt wurde. Ich selbst habe mich mit diesen Processen nur ganz allgemein bekannt machen können, aber auch diese Erfahrungen genügen, um sich davon zu überzeugen, dass es unmöglich ist, diese Vorgänge in irgend ein Schema unterzubringen. Der Process des Zuheilens der Wunde z. B. verläuft so verschiedenartig, dass fast ein jedes Thier individuelle Abweichungen von dem Schema aufweist, an welches ich mich bei der Beschreibung der in Rede stehenden Vorgänge bequemlichkeitshalber halten muss. Dieses Verhalten ist jedoch leicht verständlich, wenn man in Betracht zieht, wie verschieden der Charakter der Verwundung bei der Amputation und vieler innig damit zusammenhängender Umstände ist. Bei verschiedenartigen Bedingungen sind auch die Processe, welche daraus entstehen, verschiedenartige.

So weit ich beobachten konnte, geht das Zuheilen der Wunde im

---

[1] C. Dawydoff, Zur Frage über die Autotomie der Eidechsen. Trav. Soc. Natur. St. Pétersbourg. Compt. Red. 1898. Vol. XXIX.

Allgemeinen auf folgende Weise vor sich: die bei der Amputation verletzten Gewebe deformiren sich im Gebiete der Wundfläche und die ganze Oberfläche der Wunde bedeckt sich mit in Degeneration befindlichen Partikelchen von Muskeln, Nerven, Bindegewebszellen etc Die Degeneration dringt weiter in das Innere des Armes vor, während sich gleichzeitig und unabhängig davon die Wundfläche mit einer ziemlich dicken, homogenen, strukturlosen Masse bedeckt, welche die Amputationsfläche in Gestalt eines Häutchens umhüllt. Es gelang mir nicht, trotz Anwendung der verschiedensten Färbemethoden, in diesem Häutchen einen zelligen Bau nachzuweisen, und ich muss daher voraussetzen, dass dasselbe nichts Anderes darstellt als ein Produkt der in dem Arme cirkulirenden Flüssigkeiten (Ambulacralsystem, Leibeshöhle), welche nach außen treten, gerinnen und sich verdichten. Perrier (1) spricht a priori die gleiche Ansicht bezüglich des Wesens des Heilungsprocesses der Wunde bei *Antedon* aus: »Il est probable«, sagt der genannte Autor, »que les liquides de l'économie après avoir coulé quelque temps au dehors, se coagulent sur toute la surface de la plaie, de manière à y former une couche plasmatique homogène, qui cicatrise la blessure« (p. 70). Simroth (2, p. 519—520) spricht ebenfalls von dem Austreten von Lymphflüssigkeit aus dem Körper amputirter Ophiuren, doch schreibt er diesen »Lymphmassen« eine größere Bedeutung zu als nur die Bildung einer provisorischen Hülle, — und zwar hält er sie für das hauptsächlichste Stimulans bei dem Regenerationsprocesse. Schwerlich jedoch lässt sich im gegebenen Falle die Lymphmasse Simroth's mit der Flüssigkeit in dem Sinne, in welchem sowohl ich als auch Perrier diesen Begriff auffassen, vereinbaren. In der Folge werde ich einige Betrachtungen hierüber anführen.

Sehr häufig kommt es bei der Verheilung der Wunde nicht zur Bildung der erwähnten homogenen Haut, aber auch dann, wenn sie vorhanden ist, spielt sie nur die Rolle eines provisorischen, in Bälde wieder resorbirten Gebildes.

Betrachten wir die Fig. 3, welche einen frontalen Längsschnitt durch einen Arm, welcher sich im zweiten Stadium der Bildung des Häutchens über der Amputationsfläche befindet (wovon später die Rede sein wird), so sehen wir, dass das von uns beschriebene homogene Häutchen die Oberfläche der Wunde noch bedeckt, unter demselben bemerken wir aber auch starke Anhäufungen von Kernen, welche verhältnismäßig großen Zellen mit grobkörnigem Protoplasma angehören. Diese Zellen besitzen die verschiedenartigste

Gestalt, stets aber unterscheiden wir bei ihnen unfehlbar zwei Typen von Zellen. Den einen Typus repräsentiren Zellen von bindegewebiger Natur mit zahlreichen langen Fortsätzen, einem großen ovalen Kern und feinkörnigem Protoplasma (Fig. 5*a*). Der andere Zelltypus ist in Fig. 5*b* dargestellt, besitzt meist keine langen Fortsätze und ist stark körnelig mit großem rundem, seltener ovalem Kern; es sind dies wandernde Elemente aus den Hohlräumen des Armes. Beide Arten von Zellen sammeln sich massenhaft nicht nur unter der homogenen Haut an, sondern auch rings um die Muskeln, den Nerv etc. (vgl. Fig. 3) und spielen die Rolle von Phagocyten, welche sowohl die provisorische Haut als auch die durch die Amputation verletzten Gewebstheile aufzehren. Der phagocytäre Charakter der eben beschriebenen Zellen tritt deutlich zu Tage, wenn man die Amputationsfläche des Armes sofort nach erfolgter Operation in Karminpulver taucht. Die erwähnten Zellen erwiesen sich sodann nach einiger Zeit dicht mit Karminkörnchen angefüllt, was auch aus unserer Figur zu ersehen ist. Ein überzeugendes Bild geben auch Schnitte, welche mit Hämatoxylin-Aurantium gefärbt wurden. Hier färben sich die Muskeln in der charakteristischen Orangefarbe, welche ihre Intensität auch in den degenerirenden Bezirken beibehält. Sehr häufig kann man in der Nähe einer im Zerfall begriffenen Muskelfaser Zellen bemerken, in deren Protoplasma orangefarbene Partikelchen eingeschlossen sind, welche deutlich auf die Anwesenheit von Muskelfragmenten innerhalb der obenerwähnten Zellen hinweisen. Ein solches Bild ist in Fig. 16 wiedergegeben.

Es ist schwer zu entscheiden, ob die Degeneration der Gewebe in dem verletzten Bezirk ausschließlich auf dem Wege der Phagocytose vor sich geht. Festgestellt ist nur, dass die Phagocyten nicht allein deformirte Gewebstheilchen fressen (Korotneff), sondern dass auch die Deformation selbst durch die Thätigkeit der Phagocyten bedingt wird (Metschnikoff, Kowalevsky). Auf Fig. 3 sehen wir große Ansammlungen von Phagocyten nicht nur um die deformirten Muskeltheilchen, sondern auch in der Nähe ganz normaler, gesunder Zellen, welche nicht einmal im Bereich der durch die Operation verursachten pathologischen Processe liegen. Augenscheinlich greifen die zur Resorption verletzter Zellmassen angesammelten Phagocyten gleichzeitig auch völlig gesunde Zellen an.

Die Degeneration der Gewebe des Armes dauert selbst dann noch fort, wenn die Processe der Regeneration im engeren Sinne — d. h. der Beginn des Wucherns des alten Nerven und des Integuments — bereits begonnen haben. Das Wachsen des amputirten Nervenstammes beginnt sofort nach erfolgter Amputation. Hauptsächlich wuchern die Nervenfasern, welche büschelförmig in die Regenerationsknospe hinein wachsen, sobald die letztere sich gebildet hat. Als Beginn der Regeneration des Armes muss aber in erster Linie der Moment angesehen werden, wann das Integument über die operirte Oberfläche hereinzuwuchern beginnt; letztere wird von der neuentstandenen Hautschicht, welche ihr fast ganz dicht anliegt, bald bedeckt. Diese Hautschicht bildet, wie aus Fig. 1 zu ersehen ist, eine vollständig geschlossene kompakte Kappe, welche jenes homogene Häutchen, mit welchem die Wundfläche des Armes früher bedeckt war, ersetzt. Zwischen der verwachsenen Hautschicht und der Amputationsfläche persistirt ein unbedeutender schmaler Hohlraum. Es muss bemerkt werden, dass die in der Fig. 1 wiedergegebenen Beziehungen zwischen der häutigen Kappe und den in Degeneration befindlichen, kegelförmig in die Höhlung der Kappe hereinragenden Geweben des Armes, ziemlich beständig sind.

Nach kurzer Zeit bemerkt man auf der Oberfläche der flachen Hautschicht eine kleine centrale Anschwellung. An der Hand von Längsschnitten kann man sich leicht davon überzeugen, dass diese Anschwellung der Lage des Ambulacralkanals im Arme entspricht, und genau diesem letzteren gegenüberliegt. Der Ambulacralkanal des Armstumpfes beginnt nämlich auszuwachsen, erreicht jene, die Amputationsfläche bedeckende Hautschicht, und zieht diese letztere, indem er in seinem Wachsthum fortfährt, mit sich, so dass der von ihm getroffene Bezirk der Haut sich an dieser Stelle vorstülpt, und jene Anschwellung, von welcher eben die Rede war, hervorruft.

Während demnach die Hautschicht der Operationsfläche sonst überall fast ganz dicht anliegt, und zwischen beiden nur ein schmaler Hohlraum übrig bleibt, steht diese Haut gegenüber dem Ambulacralkanal von der Amputationsoberfläche ab. Der erwähnte Hohlraum ist an dieser Stelle naturgemäß erweitert und nimmt mit dem Wachsthum des den ausgestülpten Hautbezirk mit sich ziehenden Ambulacralkanals immer mehr und mehr an Ausdehnung zu. Die erwähnte Hautausstülpung, zum größten Theil aus Epithel mit nur wenigen Mesodermelementen bestehend, bildet eine kleine, kegelförmige Knospe, deren Durchmesser weit hinter demjenigen des alten Armes zurückbleibt.

Die Anlage des regenerirenden Armes repräsentirt demnach in seinen Anfangsstadien zwei in einander geschobene Cylinder oder, besser gesagt, Kegel; der äußere Kegel wird durch die anwachsende Hautkappe, der innere durch den Ambulacralkanal gebildet. Zwischen den beiden Kegeln befindet sich ein ziemlich ausgedehnter Hohlraum, welchen wir als die »Regenerationshöhle« bezeichnen werden.

Der eben geschilderte Vorgang bei der Bildung der ersten Anlage des neuen Armes bei den Ophiuren ist in kurzen Zügen bereits von Ed. Perrier (1) für die Crinoideen (*Antedon*) beschrieben worden. Bei der Besprechung des Processes der Differenzirung der Knospe während der Regeneration des Armes lenkt der genannte Forscher die Aufmerksamkeit auf die Entstehung der Knospe gegenüber dem Ambulacralkanal (wie dies schon von Seiten Christo Apostolidès geschehen war), und schreibt diesem Umstande eine besondere Bedeutung zu. »Le canal tentaculaire,« sagt Perrier, »est bien la partie essentiellement nutritive du bras, puisque c'est lui qui repousse en premier lieu et que c'est autour de lui que se forment les nouveaux tissus« (p. 74). Auf Grund von Betrachtungen gleicher Natur spricht auch Christo Apostolidès (4, p. 217) in Kürze seine Meinung über die dominirende Bedeutung des Ambulacralkanals bei der Regeneration der Ophiuren (welche er übrigens nicht eingehend behandelt) aus.

Es legt demnach der Ambulacralkanal des amputirten Armes durch sein Wachsthum den Grund zur Differenzirung des Ambulacralsystems im neu entstehenden Arme. Beim Beginn des Wachsthums ist der Kanal nicht hohl, sondern stellt eine kompakte Kappe aus Zellen vor, welche von den Geweben des amputirten Kanals herstammen und sich auf karyokinetischem Wege vermehren. Bei dem weiteren Wachsthum bleibt indessen die kompakte Hautkappe nur an der Spitze des Kanals bestehen, während dieser in seinem ganzen übrigen Verlauf bereits hohl erscheint. Sehr oft kann man sich an der Hand von Schnittserien davon überzeugen, dass der Ambulacralkanal in den ersten Stadien mit seinem centralen Theile in dorsoventraler Richtung verbogen erscheint, so dass seine vorspringende Oberfläche nahe zur oralen Fläche der wachsenden Knospe herantreten kann. Fig. 2 zeigt einen Schnitt durch den centralen Theil eines jungen Armes. Auf diesem Schnitt sehen wir die Basis und den distalen Abschnitt des Ambulacralkanals, während der centrale Abschnitt desselben nicht sichtbar ist, da derselbe nach der Oralfläche des Armes zu gebogen ist, und unterhalb der Schnittfläche liegt. Auf derselben Zeichnung sieht man, wie der wachsende Ambulacralkanal mit seiner Spitze dicht an das Epithel der Knospe stößt und an deren Gipfel stark verdickt erscheint. Es scheint mir, dass die Krümmung des Ambulacralkanals in der Knospe, welche durchaus nicht als allgemeine Erscheinung aufzufassen ist, durch das ungleichmäßige Wachsen des Ambulacralkanals im Vergleich mit der äußeren Schicht der Knospe zur Genüge erklärt werden kann. Letztere Schicht wächst nur langsam und gestattet dem rasch wachsenden Kanal nicht die eingeschlagene Richtung beizubehalten; in Folge des Unterschieds der Intensität im Wachsthum der Gewebe beider Kegel, kann der innere Kegel, — der Ambulacralkanal —, gezwungen werden eine Krümmung zu beschreiben.

Wenden wir uns nunmehr zu der weiteren Entwicklung der Knospe. Wir sahen bereits, dass ihre äußere Schicht aus einer Epithelschicht und einer geringen Anzahl von Bindegewebselementen besteht. Wie man sich an der Hand von Quer- und Längsschnitten überzeugen kann, enthält das Epithel eine nur sehr geringe Menge von Kernen, welche sich sowohl auf mitotischem wie auch auf amitotischem Wege vermehren. Oft sieht man im Epithel längliche biskuitförmige Kerne mit deutlichen Anzeichen einer Einschnürung (Figg. 6 und 15). Die äußerste Lage des Epithels ist zu einem dünnen, kernlosen, stark lichtbrechenden Häutchen differenzirt, — der Epidermalschicht, welche wahrscheinlich von den Epithelzellen selbst ausgeschieden wird. Zwischen den letzteren beobachtet man oft Fasern, welche auch dem Bindegewebsepithel beigemischt sind.

Man kann demnach das Integument des sich neu bildenden Armes als aus Ektoderm bestehend ansehen, dem eine gewisse Menge von Mesodermzellen beigemengt sind. Nach kurzer Zeit lösen sich letztere von dem Epithel ab und lagern sich, indem sie die Regenerationshöhlung auskleiden, in Gestalt einer Schicht an seiner inneren Oberfläche wie dies aus Figg. 2 und 15 zu ersehen ist. Auf diese Weise wird das Epithel in dieser Periode, indem es von den Mesodermzellen, welche sich von ihm abspalteten, befreit ist, durchaus dem Ektoderm entsprechen. Zu gleicher Zeit, wie die Mesodermalschicht sich von dem Epithel abspaltet, bemerkt man in der Regenerationshöhlung frei herumschwimmende Zellen amöboiden Charakters (Fig. 8). Die Fig. 6 giebt ein sehr anschauliches Bild von dem Ursprung dieser Zellen. Wir sehen Zellen von unregelmäßiger Gestalt und großen Kernen aus dem alten Arme auswandern. Diese Zellen entsprechen vollständig den bei der Entwicklung der Echinodermen so charakteristischen Mesenchymzellen und bilden auch im neuen Arme das Mesenchym. Ich bin geneigt anzunehmen, dass die beschriebenen amöboiden

Zellen (zweifellos mesodermalen Ursprungs) eben jene bindegewebigen wandernden Elemente sind, welche, wie bereits oben bemerkt wurde, die Rolle der am entzündeten Bezirk des Armes angesammelten Phagocyten spielten, und von hier in die Regenerationshöhlung wandern, wo sie sich aus beweglichen Elementen in unbewegliche verwandeln und ihren phagocytären Charakter verlieren. Auf einen solchen Übergang wandernder Zellen in unbewegliche Elemente hat bereits Metschnikoff hingewiesen.

In kurzer Zeit füllen die aus den Geweben des Armes auswandernden Zellen die ganze Regenerationshöhle an und bilden, in Gemeinschaft mit der schon früher von dem Epithel abgesonderten Zellschicht bindegewebigen Ursprungs eine kompakte Mesodermschicht zwischen dem Epithelektoderm und dem Ambulacralkanal, wie dies Querschnitte (Fig. 9) und Längsschnitte (Fig. 4) anschaulich machen. Diese Mesodermschicht hat einen rein embryonalen Charakter und ist, wie dies die Fig. 4 zeigt, von den Bindegewebsbezirken des Armes scharf abgegrenzt, von welchen sie sich durch ihren Charakter als embryonale Schicht deutlich unterscheidet.

Aller Wahrscheinlichkeit nach beobachtete auch Simroth (2) den von mir so eben beschriebenen Vorgang der Auswanderung von amöboiden Zellen aus den Geweben des amputirten Armes, doch hat dieser Autor den Vorgang nicht richtig gedeutet. Er giebt an, dass aus der amputirten Ophiurenhälfte (es handelt sich um *Ophiactis virens*) eine »Lymphmasse« auszuströmen beginnt, deren Zellen das nöthige Material zum Aufbau der fehlenden Körperhälfte hergeben. Identifizirt man jedoch die »Lymphmasse« Simroth's mit dem von mir beschriebenen Mesoderm, so kann man derselben, wie mir scheint, keine so große Bedeutung beilegen, wie dies Simroth betreffs seiner Lymphmasse gethan hat, indem er sagt: »die geronnenen Lymphzellen erhalten Kerne, vermehren sich und stellen das gesammte Material vor, aus dem die neue Körperhälfte geformt wird« (p. 520).

Nach meinen Beobachtungen bildet sich bei den Ophiuren aus dem Mesoderm im neuen Arme nur das Bindegewebe mit allen seinen Derivaten. Die gesammte Muskulatur (mit Ausnahme der Hautmuskeln, welche aus den Mesenchymzellen gebildet werden) entsteht aus dem Cölothel, und selbst das kalkige Hautskelett entwickelt sich nicht aus dem Mesoderm, sondern wird in der Ektodermschicht abgelagert, was der normalen Entwicklung des peripheren Skeletts vollständig entspricht (Russo, 14).

Wir gehen nunmehr zur Darlegung der Resultate betreffs der

Differenzirung der inneren Organe und Gewebe des Armes während der Regeneration über, und zwar beginnen wir mit den Derivaten des Ektoderms — dem Nervensystem.

Das Nervensystem.

Wie bereits erwähnt wurde, beginnt der bei der Amputation durchschnittene Nervenstamm schon in den frühesten Stadien, noch vor der Bildung der Regenerationsknospe, auszuwachsen. Es beginnen lange Fäserchen von ihm auszugehen, welche dann in die, zu jener Zeit gebildete Hautkappe hereinwachsen, wo man sowohl auf Längs- wie auf Querschnitten durch solche Stadien verfolgen kann, wie diese Fäserchen in Gestalt eines Büschels sich unterhalb des Ambulacralkanals durch die Mesodermzellen hindurchdrängen.

Im alten Nerv wuchern hauptsächlich die Nervenfasern, während die Ganglienzellen nur in verhältnismäßig geringer Anzahl wachsen; für ihre Vermehrung sprechen jedenfalls sehr deutlich die Bilder von karyokinetischen Figuren in den Kernen der Zellen an der Peripherie des amputirten Nervenstammes. Vielleicht geht auch hier der Process der Wucherung der Neuroglia vor sich, analog den für Polychäten (Schultz) beschriebenen Vorgängen. Die Fig. 32 giebt ein Bild des typischsten Wucherns der Nervenelemente im alten Arme wieder. In Fig. 17 ist dagegen einer jener Fälle von Anomalien im Wachsthum des Armnerven dargestellt. Wir sehen hier wie die Ganglienzellen sich in ungewöhnlicher Anzahl am Ende des Nervenstammes angesammelt haben und eine kompakte Kappe um dasselbe bilden, durch welche allmählich eine Nervenfaser nach der anderen, und, wie dies aus der betreffenden Figur hervorgeht, auch ganze Ganglienzellen hindurchdringen. Eine derartige Anomalie ist aber nur in Ausnahmefällen zu beobachten, während für gewöhnlich nur eine ganz unbedeutende Menge von Nervenelementen aus dem alten Nerv in die Knospe hineinwächst, und der neue Nerv bei der Regeneration des Armes sich auf embryologischem Wege bildet, indem er aus der Ektodermschicht (d. h. dem Epithel) angelegt und differenzirt wird. Die Anlage des Nervs geht schon sehr früh vor sich. Sowie sich die Regenerationshöhle mit Mesodermelementen angefüllt hat, differenzirt sich der ventral liegende Theil des Ektoderms, oder, besser gesagt, der unter dem Ambulacralkanal liegende Theil des Ektoderms, in zwei Schichten von Zellen: eine äußere, epitheliale — und eine innere, welche später den Ganglienzellen und der Neuroglia den Ursprung giebt. Die Zellen der inneren Schicht lösen sich von denjenigen der Epithelschicht ab, so dass sich zwischen beiden Blättern — der zukünftigen Nervenplatte und dem Epithel — ein deutlich sichtbarer Spalt bildet (Fig. 19).

Bald verdickt sich die mit ihrem Rande am Ektoderm haftende Nervenplatte in Folge der starken Vermehrung der Zellen an ihrer freien centralen Partie, wölbt sich in der Richtung nach dem Ambulacralkanal vor und spaltet sich endlich gänzlich von der Ektodermschicht ab.

Auf diese Weise bildet sich eine nach dem Ektoderm zu offene Nervenrinne. Die den Boden dieser Rinne bildende Platte, welche wir das primäre Plättchen nennen wollen, stülpt sich nach innen ein, indem sie eine ziemlich beträchtliche Vertiefung bildet, welche dem Ambulacralkanal zu gewendet ist. In diese selbe Vertiefung wachsen nun die Fasern des amputirten Nervs, wie dies deutlich aus der Fig. 11 hervorgeht. Das den Boden der Rinne bildende gekrümmte Plättchen erscheint sehr stark verdickt, und besteht aus mehreren Schichten länglicher spindelförmiger Zellen mit runden, öfters ovalen Kernen, in denen oft karyokinetische Figuren beobachtet werden. Es sind dies Ganglienzellen, und aller Wahrscheinlichkeit nach differenziren sich aus ihnen auch die Zellen der Neuroglia (Stützzellen HAMANN's). Die Ränder der Nervenrinne sind mit ihren Enden gegen einander gerichtet und liegen mit ihrer äußeren Oberfläche dem Ektoderm dicht an. Sie bestehen aus einer Schicht von Zellen mit runden Zellkernen. Die Figg. 12 und 14 geben ein anschauliches Bild von der Gestalt der Rinne und ihren Beziehungen zu den umliegenden Organen. Wir sehen, dass die vertiefte Partie der Rinne den Ambulacralkanal beinahe berührt und dass andererseits die Rinne mit ihren Rändern an das Ektoderm stößt.

Bald darauf beginnen aber die an das Ektoderm stoßenden Ränder des Nervenplättchens sich einander zu nähern; sie schließen sich zuletzt dicht an einander. Auf diese Weise entsteht aus der Nervenrinne ein Nervenrohr mit stark reducirtem, aber dennoch deutlich ausgesprochenem Lumen (Fig. 13). Ein derartiger, allseitig umschlossener Hohlraum im Nerv ist nicht leicht zu beobachten. Gewöhnlich löst sich die dem Ektoderm anliegende Schicht bald von demselben ab, ihre Zellen nähern sich dem verdickten primären Nervenplättchen, der Hohlraum wird enger, und später auch ganz resorbirt, so dass die Zellen der an das obere Plättchen herangetretenen unteren Nervenschicht nach oben hin zu wachsen beginnen, und beide Zellstränge, allmählich zu beiden Seiten des basalen Theils der rinnenförmigen Schicht auswachsend, diese ganz umschließen, und, indem sie oben, unter dem Ambulacralkanal, mit ihren Rändern zusammenstoßen, die zu jener Zeit entstandene nervöse faserige Masse von oben und von den Seiten vollständig umgeben (Bildung des sog. LANGE'schen Nerven?) (Figg. 21—24). Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Differenzirung des Nervenstammes auch bei normal verlaufender Entwicklung auf diesem Wege erfolgt. Ein Blick auf den Querschnitt durch den Nerv eines ausgewachsenen normalen Armes genügt um sich davon zu überzeugen, dass eine derartige Annahme der Wahrheit entspricht. Auf einem solchen Querschnitt sieht man, dass der Nerv bei den Ophiuren aus einer Menge von Fasern besteht, welche von einer sie allseitig umhüllenden, nach unten zu am meisten verdickten Nervenmasse umschlossen werden. Im Mittelpunkt dieses unteren Nervenplättchens kann man bei genauerer Untersuchung stets eine kleine Rinne entdecken. Auf dieses Gebilde wandte ich bereits bei dem Studium erwachsener normaler Ophiuren meine Aufmerksamkeit. Es existirt stets in der gangliösen unteren Masse auf meinen Präparaten sowohl, wie auch auf denen von HAMANN (7, Taf. IV, Figg. 6 und 9) und APOSTOLIDÈS (Pl. IX, Fig. 5; Pl. X, Fig. 5), was mich zu der Überzeugung führte, dass man es hier nicht mit einer nur zufälligen Erscheinung zu thun hat. Setzt man voraus, die seitlichen Zellmassen des Nervs wären durch Wucherung der Zellen an den unteren Enden des Nervenplättchens über deren centralen, rinnenförmig gebogenen Abschnitt hinaus entstanden, so erklärt sich die Bedeutung der verdickten Rinne von selbst. Die gesammte untere Zellmasse des Nervs wird dann meinem »primären« Plättchen entsprechen, die seitlichen Massen dagegen den von unten nach oben ausgewachsenen und nach innen umgebogenen Rändern desselben, welche sich mit einander verbinden und, nachdem sie an einander gestoßen sind, über der faserigen Masse eine kompakte Schicht von Nervenzellen bilden. Dann wird die Rinne in der unteren gangliösen Masse auch jener Vertiefung in dem primären Nervenplättchen entsprechen, welche bei jüngeren Stadien mit dem Buchstaben *a* bezeichnet ist, und während der ganzen Dauer der Differenzirung des oralen Nervenstammes so überaus charakteristisch erscheint. Dabei werden auch die mit *b* und *c* bezeichneten Vertiefungen ihre Erklärung finden, wie dies aus der Vergleichung der Zeichnungen unseres Schemas deutlich hervorgeht.

Es muss noch auf die Ähnlichkeit hingewiesen werden, welche zwischen dem Nervenrohr der Ophiuren und dem »Kragenmark« bei den Larven der Enteropneusten (Spengel 21, Taf. XXV, Fig. 146) und selbst bei erwachsenen Enteropneusten besteht (vgl. meine Zeichnung 13 und die Fig. 26, Taf. XV der Spengel'schen Monographie). Dessgleichen hat der Bildungsprocess des Nerven bei *Amphiura* viel Ähnlichkeit mit dem gleichen Vorgang bei *Balanoglossus*.

Es drängt sich nun die Frage auf, welches der Ursprung der in der Zellmasse eingeschlossenen faserigen Schicht ist? Wird diese Schicht ausschließlich von den hereinwachsenden Fasern des in Wucherung begriffenen alten Nervs gebildet, oder geben die sich neubildenden Ganglienzellen Fasern dazu ab? Eine kategorische Antwort auf diese Fragen lässt sich nicht leicht geben.

Wir kommen der Wahrheit wohl am nächsten, wenn wir annehmen, am Aufbau der gesammten faserigen Schicht nähmen Antheil: einerseits die wuchernden Fasern des alten Nervs, was auf frühen Stadien, wo die Ganglienzellen sich noch nicht differenzirten, deutlich zu sehen ist, — andererseits die sich neubildenden Ganglienzellen, indem sie Fasern abgeben, welche in den Bestand der Faserschicht übergehen. In Fig. 13 (und 14) ist unter Anderem eine Ganglienzelle abgebildet, von welcher ein Fortsatz in die Tiefe der Fasermasse abgeht, was entschieden auf die Richtigkeit unserer Voraussetzung bezüglich der Abstammung der Fasern von der sich neu bildenden zelligen Nervenmasse hinweist. Was nun die Theilnahme der Fasern des alten Stammes am Aufbau der faserigen Nervenschicht betrifft, so drängt sich hier die Frage auf, ob nicht die Nervenelemente des alten amputirten Nervs zur Bildung des paarigen oberen Nerven (»dorsal-radiales System« Jickeli) verwendet werden. Ich muss diese Frage unbeantwortet lassen, da ich über keine direkten diesbezüglichen Beobachtungen verfügen kann. Was den Lange'schen Nerv betrifft, neige ich zu der Voraussetzung, dass diese paarigen Nervenstämme ihren Ursprung dem Wuchern der oberen Seitenabschnitte der neugebildeten Nervenmasse verdanken. Gewisse Beobachtungen sprechen für diese Annahme (Fig. 28). Andererseits finden wir in der Mitte der faserigen Masse bei bereits erwachsenen Stadien isolirt zwischen den Fasern liegende Ganglienzellen. Es lässt sich schwerlich annehmen, dass Zellen der Ganglienschicht in eine so große Entfernung auswandern können. Man muss sie vielmehr für Ganglienzellen des alten Nerven ansehen, welche zusammen mit den Fasern in den neuen Arm hineingewachsen sind. Nicht ohne Interesse ist die Thatsache, dass der Nerv bei der Regeneration sehr früh angelegt wird, und bald so sehr anwächst, dass er fast ein Drittel der Ausdehnung des ganzen Armes einnimmt; man kann hieraus ersehen, in welchem Grade die Funktion des Nervensystems für den Organismus von Wichtigkeit ist.

Die von mir beschriebenen Vorgänge bei der Bildung des Nervenstammes während der Regeneration bei *Amphiura* stimmen nicht mit den Angaben CUÉNOT's (10) über die Embryonalentwicklung des Nervs bei der gleichen Form überein. Nach CUÉNOT entsteht der Nerv durch Epibolie aus dem Epithel, und wir haben es mit einem Process »qui ressemble plus à une épibolie qu'à une invagination« (p. 459) zu thun. Bilder, wie sie CUÉNOT's Fig. 26, Pl. XXV zeigt, und welche für seine Beobachtungen sprechen würden, habe ich nie zu Gesicht bekommen.

In späteren Stadien gehen in dem Nervenstamm wesentliche, die Innervation des Ambulacralsystems betreffende Veränderungen vor sich, über welche ich später, gelegentlich der Besprechung der Regeneration der Ambulacralfüßchen, sprechen werde. Hier soll noch mitgetheilt werden, dass sich das Nervensystem im regenerirten Arm Schritt für Schritt seinem normalen, typischen Zustande zu nähern beginnt. Von der zelligen Masse gehen Büschel von Fasern aus, welche sich zu Nervenstämmen vereinigen, und sich, behufs Innervation eines oder des anderen Organs, nach dem betreffenden Theil des Armes wenden. Besonders deutlich tritt dies auf Querschnitten durch *Ophiopholis* und *Ophioglypha* zu Tage. Hier kann man im Integument an den Seiten des Armes ganz deutlich die Bildung mehrerer Nervenknötchen beobachten, wie sie von CUÉNOT (p. 45, Pl. III, Figg. 7, 8, 10 [6], und p. 467, Pl. XXVI, Fig. 36 [10]) beschrieben wurden; diese Knötchen stellen Komplexe von Ganglienzellen dar, welche unter einander durch eine Menge von Nervenfasern verbunden sind, welche ihrerseits von den Knötchen nach den auf den Seiten des Armes befindlichen Kalkstacheln verlaufen. Alle Knötchen sind unter einander durch eine faserige Masse verbunden, welche von dem oralen ursprünglichen Nervenstamme ausgehen. An kleinen Objekten ist es sehr schwer diese Einzelheiten zu verfolgen, und es sind daher die kleinen *Amphiura* zu diesem Zweck wenig geeignet.

Ambulacralfüſschen. Epineuraler Ringkanal.

Der Regenerationsprocess des Ambulacralkanals wurde bereits oben ausführlich beschrieben; letzterer wird dem zufolge nicht neu angelegt, sondern wächst aus dem alten Kanal hervor. Wir werden nunmehr den weiteren Verlauf der Entwicklung des Ambulacralsystems im regenerirenden Arme verfolgen.

Die Bildung der Ambulacralfüßchen im regenerirenden Arme erfolgt verhältnismäßig erst in später Zeit. Sie entstehen zunächst an der Basis des neuen Armes, d. h. in dem im Vergleich mit der Spitze älteren Theil desselben. Nach einiger Zeit erscheint in einer gewissen Entfernung vom ersten Paar ein zweites, darauf ein drittes. Während der Gipfel der Knospe zu wachsen fortfährt, beginnt ihr basaler, der gewesenen Schnittfläche zunächst liegender Theil sich zu segmentiren. Die Segmentation schreitet allmählich nach dem Gipfel zu fort, wobei ein jeder Abschnitt, abgesehen von der äußeren Gliederung, noch durch das Auftreten eines Paares von intervertebral angelegten Ambulacralfüßchen (in jedem Segment) charakterisirt ist.

Das erste Auftreten der Ambulacralfüßchen dokumentirt sich durch eine Evagination der Seitenwände des Ambulacralkanals, was den Vorgängen bei der Embryologie durchaus entspricht: »l'ambulacre n'est qu'une évagination latérale du canal ambulacraire radial«, CUÉNOT (6) p. 44. Von dem Ambulacralkanal werden zwei kleine Säckchen ausgestülpt, welche einander gegenüberliegen. Diese Säckchen wachsen nun an und erhalten bald das Aussehen am äußeren Ende verschlossener Röhren, welche vom Ambulacralkanal in der Richtung nach dem häutigen Integument zu wachsen, wobei beide Röhren einen Winkel von etwa 90° mit einander bilden. Vom Beginne der Entstehung der Füßchen an gehen in dem unter dem Ambulacralkanal liegenden Abschnitt des oralen Nervenstammes interessante Veränderungen vor sich. Von beiden Seiten des Nervenstammes gehen Komplexe von Zellen ab, welche sich zu Nervenplättchen umbilden; diese Nervenplättchen stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Nervenstamme selbst und bilden eine direkte Fortsetzung desselben. Diese Plättchen umwachsen die am Kanal entstandenen Säckchen von allen Seiten, indem sie eine Art von dichten zelligen Überzügen bilden. Mit dem Wachsthum der Füßchen wachsen auch ihre Nervenfutterale, wie dies aus den beigegebenen Zeichnungen zu ersehen ist.

Auf Fig. 25 ist eines der frühen Entwicklungsstadien eines Paares von Ambulacralfüßchen dargestellt; beide Füßchen stellen noch ein Paar einander gegenüberliegender kleiner Säckchen vor, von dem Nerv aus haben sich aber schon nach ihnen zu die Zellkomplexe abgetheilt, welche die Säckchen in Gestalt eines Futterals umschließen. Die Fig. 18 zeigt ein älteres Stadium: die Ambulacralfüßchen treten schon fast nach außen, während die Nervenplättchen, indem sie die Säckchen von allen Seiten dicht umschließen, dem entsprechend in die Länge gezogen sind. Die beträchtlichste Schicht von Ganglienzellen sammelt sich am Gipfel der Ambulacralfüßchen (wo sie eine Art gangliöser Kappe bildet), sowie an der Stelle an, wo die Füßchen in der nächsten Nähe des Nervenstammes vorbeigehen; hier bildet sich später das bereits für ausgewachsene Ophiuren beschriebene Ganglion pedale (Hamann [7], p. 13, Taf. IV, Fig. 1); Ganglion ambulacraire (Cuénot [10], Fig. 36); dasselbe umgiebt die Ambulacraltaster an deren Basis in Gestalt eines Nervenringes, dessen peripherer Theil aus Zellen, der innere dagegen, welcher dem Ambulacrum anliegt — aus ringförmigen Nervenfasern besteht.

Dieses Ganglion pedale ist mit der apicalen Nervenkappe durch eine ganze Schicht von Nervenfasern verbunden, welche das Ambulacralfüßchen in dichter Masse umspinnen, wie dies aus der Fig. 26 ersichtlich ist. Diese Zeichnung stellt einen Querschnitt durch das Füßchen dar, in der Gegend, wo dasselbe über den Nervenstamm hinweggeht; letzterer erscheint im Längsschnitt.

Indem wir alle diese Beobachtungen bezüglich der Theilnahme des Nervenplättchens an der Entwicklung des Ambulacralfüßchens, wobei ersteres so zu sagen eine Hauptrolle spielt, in Erwägung ziehen, können wir mit vollem Rechte die Funktion der Ambulacralfüßchen nicht als eine lokomotorische, sondern als die eines Sinnesorgans auffassen; diese Annahme wird durch die von Hamann ([7] p. 21—22, Taf. IV, Fig. 4) in den Ambulacren von *Ophiothrix fragilis* entdeckten und beschriebenen komplicirt gebauten Nervenendigungen, »Sinnesknospen«, bestätigt, welche zweifelsohne durch Komplikationen in der Differenzirung der Nervenelemente entstehen, aus welchen die Anfangs gleichartig aufgebaute Nervenkappe des Ambulacrums besteht.

Wenden wir uns nun der weiteren Entwicklung des Ambulacralfüßchens zu. Wir haben bereits gesagt, dass die beiden in einander steckenden Röhren — die innere aus vom Ambulacralkanal vorgestülpten Geweben bestehend, die äußere nervöser Natur — in der Richtung nach dem häutigen Integument zu wachsen, und zuletzt dicht an dasselbe herantreten. Auf den hierhergehörigen Zeichnungen Figg. 18 und 25 sehen wir unter dem Ambulacralfüßchen einen Hohlraum, welcher mit dem Epineuralkanal in Berührung steht, und durch Wucherung des letzteren in der Richtung nach dem im Wachsthum begriffenen Ambulacralfüßchen zu entstanden ist. Demnach entsteht der von Lang in seinem Schema angegebene »epineurale Ringkanal«

([22] Fig. 736 und eben so CUÉNOT [10], Pl. XXVI, Fig. 36) durch Wucherung der Epineuralhöhle längs dem Ambulacralfüßchen. Schnitte durch darauf folgende Stadien zeigen, wie das Ambulacralfüßchen den ihm zunächst liegenden, bedeutend verdickten Hautabschnitt vorzustülpen beginnt, denselben dann durchbricht und nach außen tritt. Die innere Schicht des Integuments hat an der Bildung des Ambulacralfüßchens keinen Antheil; was aber das Epithel betrifft, welches mit der Mesodermschicht durchbrochen wird, so wächst dasselbe über dem vorgestülpten Köpfchen sofort wieder zusammen, indem es letzteres im Wachsthum überholt. Auf solche Weise nimmt das Epithel des Armes immer an der Bildung der Ambulacralfühler Theil, indem es ihnen als Integument dient (Fig. 30). Auf das Epithel folgt die nervöse Schicht (Nerf ambulacraire — CUÉNOT), sodann die Bindegewebsschicht, die stark entwickelte muskuläre Schicht, und endlich das Endothel, welches die innere Wandung des Füßchens auskleidet. Am Ende des Fühlers des erwachsenen Thieres befindet sich eine Verdickung in Gestalt eines Köpfchens; diese Anschwellung entsteht, wie mir scheint, nicht durch eine Verdickung des das Ambulacrum bekleidenden Epithels, wie dies auf der Zeichnung von HAMANN (7, Taf. IV, Fig. 1), angegeben ist, sondern dadurch, dass die aus massenhaft angesammelten Ganglienzellen mit großen Kernen bestehende Nervenschicht sich hier stark entwickelt hat (Fig. 30). Diese Schicht steht durch Vermittelung des Ganglion pedale in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Nervenstamm, — ein direktes Resultat des embryologischen Processes.

Sehr häufig kann man sowohl im Ambulacralkanal wie auch in den Fühlern freie Zellen beobachten, welche augenscheinlich in der die Ambulacralhöhle erfüllenden Flüssigkeit herumschwimmen. Diese Zellen besitzen zweifelsohne eine phagocytäre Natur. Taucht man z. B. einen Arm sofort nach der Amputation in Tusch- oder Karminpulver, so kann man oft auf Schnitten beobachten, dass die in der Flüssigkeit des Ambulacralkanals schwimmenden Zellen mit Körnchen der eingeführten Substanz erfüllt sind.

Cölom, Muskulatur, Pseudohämal- und Epineuralkanal.

Auf Querschnitten durch eine junge Knospe in den frühesten Stadien bemerken wir über dem Ambulacralkanal eine ansehnliche Höhle, welche fast die ganze Dorsalseite des neuentstehenden Armes einnimmt (Fig. 10). Dieser Hohlraum ist in dorsoventraler Richtung stark zusammengedrückt und fehlt auf Schnitten, welche durch den apicalen Theil der Knospe geführt sind, wo wir außer der ektodermalen und der mesodermalen Schicht nur noch den Ambulacralkanal sehen (Fig. 9). Die Betrachtung einer Schnittserie belehrt uns demnach, dass die erwähnte supra-ambulacrale Höhle sich in frühen Stadien nicht bis zum Gipfel der Knospe erstreckt. Dies stimmt mit den Angaben CUÉNOT's (10) über die Entwicklung des Armes bei *Amphiura squamata* überein; CUÉNOT sagt, dass anfänglich »les bras sont manifestement pleins ... on ne voit pas trace d'entérocoele« (p. 396, Pl. XXV, Fig. 26). Die so eben beschriebene Höhle ist das Cölom, und entsteht durch Wucherung des Cölothels des alten dorsalen Cölomkanals. In der That zeigen Längsschnitte durch eine junge Knospe desselben Stadiums, dass diese ziemlich umfangreiche Höhle in unmittelbarem Zusammenhange steht mit der engen Cölomhöhle. Der Cölomkanal in dem im Entstehen begriffenen Arme wird demnach nicht neu im Mesoderm angelegt, sondern er wächst aus dem alten Kanal, was auch schon im Allgemeinen von PERRIER (1) bei der Regeneration der Arme von *Antedon rosacea* (p. 72—73, Pl. IV, Fig. 18) und von SIMROTH (2) bei *Ophiactis virens* p. 520 beobachtet wurde. CUÉNOT (10) giebt an, dass das Cölom bei normaler Entwicklung »se prolonge sous forme d'un boyau cellulaire« (p. 396). Der herangewachsene Cölomkanal nimmt stark an Umfang zu. Während er im ausgewachsenen Arm die Form eines sehr schmalen Hohlraumes besitzt, erweitert er sich in dem regenerirenden Arm zu einem geräumigen Sack, welcher in dorsoventraler Richtung stark zusammengepresst erscheint. Auch bei *Antedon* ist die heranwachsende Cölomhöhle der regenerirenden Knospe komprimirt — »la cavité générale prend la forme d'un tube plus ou moins applati« (PERRIER, p. 72). Ihre obere Wandung stößt an das Ektoderm der Knospe, wobei sie ein gewölbtes Aussehen erhält, während die untere Wandung gleichsam nach innen eingestülpt ist und den Ambulacralkanal des neuen Armes umgiebt (Fig. 10). In histologischer Hinsicht besteht die Cölomwand des regenerirenden Armes aus einer Schicht von Zellen, welche Anfangs augenscheinlich von gleicher Natur sind; es sind dies kubische endotheliale Zellen mit großen runden Kernen, in denen man öfters karyokinetische, auf starke mitotische Vermehrung hinweisende Figuren beobachten kann. Flimmerhaare sind auf meinen Präparaten an diesen Zellen nicht zu sehen; sie werden erst später an der Dorsalseite der Cölomhöhle sichtbar, wo sich schon in frühen Stadien eine Schicht großer Cylinderzellen differenzirt (Figg. 13 u. 14). Nach

Cuénot erfolgt die Differenzirung des »épithélium vibratile« im Cölom bei *Amphiura* schon sehr früh (p. 404).

Die soeben beschriebene Gestalt der Cölomhöhle im regenerirenden Arm ist nicht für alle Fälle typisch. Überhaupt ist ihre Form ziemlich verschieden, kann aber der allgemeinen Figuration nach stets in das gegebene Schema hineingepasst werden.

Die Knospe besteht demnach im ersten Stadium aus einer äußeren Hautkappe, welche die innere, ambulacrale Kappe umgiebt (Fig. 7). Zwischen beiden entsteht eine mesodermale Schicht, zwischen deren Zellen, unter dem Ambulacralkanal, die Fasern des alten, in Wucherung begriffenen Nerven durchzudringen beginnen (Fig. 10 *nf*). Die Knospe fährt fort zu wachsen, und von der dorsalen Seite dringt der gleichzeitig mit dem Ambulacralröhrchen wachsende Cölomsack in die Knospe hinein. Auf diese Weise finden wir auf dem nächsten Stadium an der Basis der Knospe neben dem Ambulacralkanal noch eine Cölomhöhle. In dem Arm, nach dem Ambulacralkanal entstehend, bleibt das Cölom im Wachsthum hinter diesem zurück; zu der Zeit, wo der Ambulacralkanal mit dem apicalen Ende an den Gipfel des neuen Armes stößt, erstreckt sich die in ihm enthaltene Cölomhöhle nur bis zu dessen Mitte. Auf diesem Stadium sehen wir bereits eine Differenzirung des ventralen Abschnittes des Ektoderms behufs Bildung des Nervensystems. Der gesammte Zwischenraum zwischen den genannten Organen und dem Ektoderm ist mit mesodermalen Zellen angefüllt, welche alle Zwischenräume ausfüllen.

Während die bereits beschriebenen Veränderungen im Nervensystem und Ambulacralsystem vor sich gehen, erleidet auch die Cölomhöhle verwickelte Umwandlungen, ehe der für den normalen Arm typische dorsale Cölomkanal mit den von ihm ausgehenden seitlichen Säcken aus ihr hervorgeht. Auf der Fig. 12 sehen wir unter der Cölomhöhle zwei kleine Hohlräume, welche zu den Seiten des Ambulacralkanals liegen und unter einander durch einen einschichtigen Zellstrang verbunden sind. Querschnitte durch vorhergehende Stadien veranlassen zu der Annahme, dass diese beiden Hohlräume aus einer einzigen, unpaaren Höhlung entstehen. Diese letztere verdankt ihren Ursprung einer Theilung der Cölomhöhle in zwei Höhlungen. Von dem uns bekannten Cölomsack schnürt sich nämlich ein eben so in dorsoventraler Richtung zusammengedrückter Hohlraum ab, welcher von einer Schicht kubischer Epithelzellen ausgekleidet ist. Die Wandungen dieser Höhle nähern sich einander über dem Ambulacralkanal und verwachsen mit einander.

Auf solche Weise bilden sich aus einer großen Höhle zwei kleine, welche zu Seiten des Ambulacralkanals liegen und oberhalb des letzteren durch eine Schicht Zellen verbunden sind; diese Schicht entspricht der oberen Schicht des die frühere Höhle auskleidenden Endothels, an welche sich die untere Schicht anlegt, wodurch der mittlere Abschnitt der Höhlung verloren geht, und nur die beiden seitlichen Höhlen persistiren. Die sie verbindende Schicht endothelialer Zellen verfällt der Resorption und geht zuletzt ganz zu Grunde; es ergeben sich zwei cylindrische Röhren, welche mit einschichtigem kubischem Cölothel ausgekleidet sind und vollständig frei zu den Seiten des Ambulacralkanals, und demselben dicht anliegend, suspendirt sind. Nach und nach beginnen diese Röhren sich nach unten zu senken, werden etwas unter den Ambulacralkanal verlagert und stoßen endlich unterhalb desselben mit ihren Rändern zusammen und bilden auf diese Weise eine große Höhle zwischen dem Nerv und dem Ambulacralkanal, welche in ihrer Mitte durch ein aus zwei mit einander verwachsenen Zellschichten gebildetes Mesenterium in zwei Hälften getheilt wird.

Diese beiden Hohlräume repräsentiren ein Gebilde, welches in der Litteratur über Ophiuren unter dem Namen »Pseudohämalkanal« bekannt ist. Meine Beobachtungen stehen sonach in schroffem Widerspruch mit den Angaben Cuénot's (10) über die Entstehung des Pseudohämalsystems im Arme während der normalen Entwicklung (p. 601).

Wir ersehen hieraus, dass der Pseudohämalkanal bei *Amphiura* durch eine vertikale Scheidewand getheilt ist, und in Folge dessen dem Pseudohämalkanal der Asteriden vollkommen entspricht. Das erwähnte Septum bleibt bei *Amphiura* auch im erwachsenen Arme erhalten, wie bei *Ophiactis virens*, bei welcher Form die Pseudohämalkanäle (»seitliche Armblutgefäße«) gleichfalls durch eine Zwischenwand getrennt sind (Simroth, diese Zeitschr. Bd. XXVII).

Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich mich demnach mit Ludwig (3, p. 348) nicht einverstanden erklären, welcher angiebt, dass der Pseudohämalkanal der Ophiuren »einen einfachen Kanal darstellt, der nicht wie bei den Asteriden durch häutige Septen in kleine Räume getheilt ist«. Auf der schematischen Abbildung Lang's [22], Fig. 736), wie in den Zeichnungen Cuénot's ([6] Pl. III, Fig. 4—7; Pl. IV, Fig. 12, Sinus vasculaire; [10] Pl. XXVI, Fig. 36 und 35) ist der Pseudohämalkanal ebenfalls als einfache Höhlung abgebildet.

Wir finden demnach eine vollständige Übereinstimmung zwischen dem Pseudohämalsystem von *Amphiura* und demjenigen der Asteriden. Diese Übereinstimmung wird dadurch noch vollständiger, dass wir in der Masse des vertikalen Septum, unweit von dem Nervenstamm, auf guten Schnitten einen sehr engen Kanal entdecken; es ist dies ein Blutgefäß, welches so zwischen den beiden das Mesenterium bildenden Wandungen der an einander gerückten Cölomhöhlen entsteht. Auch bei den Asteriden ist das Blutgefäß bekanntlich in der Tiefe des beide perihämale Höhlungen trennenden vertikalen Septum gelegen.

Es ist mir nicht gelungen die Entwicklung des Blutgefäßes näher zu verfolgen, da so kleine Objekte wie *Amphiura* zu diesem Zwecke wenig geeignet erscheinen. Bei ausgewachsenen Individuen kann man jedoch stets die Anwesenheit dieses Gefäßes konstatiren. Dasselbe liegt zwischen den beiden Pseudohämalhöhlungen, beinahe auf dem Nervenstamme, und stellt einen so überaus schmalen Kanal dar, dass seine Anwesenheit nur bei der sorgfältigsten Färbung und Anfertigung der Schnitte deutlich konstatirt werden kann.

Ich kann demnach die Genauigkeit der Beobachtungen CUÉNOT's (12, p. 244) bestätigen, und jene Widersprüche beseitigen, welche zwischen den Befunden des genannten Autors und denjenigen MAC BRIDE's bezüglich der Anwesenheit von »Lacunes radiales« bei *Amphiura squamata*, d. h. dem Blutgefäßsystem im Sinne LUDWIG's bestanden, wobei MAC BRIDE (11) das Vorhandensein eines solchen für *Amphiura* eine Zeit lang leugnete.

Die Pseudohämalkanäle der Ophiuren entwickeln sich also ontogenetisch aus dem Enterocöl, als abgeschnürte Bezirke des Cöloms. In dieser Beziehung stehen meine Beobachtungen im Widerspruch mit den Befunden GOTO SEITARO's (17), nach welchem die Perihämalkanäle der Asteriden mesenchymatösen Ursprungs sind (p. 274—275), stimmen aber vollständig mit den Angaben MAC BRIDE's (16 u. 18) überein.

Was jene Höhlung betrifft, welche in dem Arm der Ophiuren zwischen dem Epithel und dem Nervenstamm liegt, und den Namen »Epineuralkanal« (Sinus susnervien CUÉNOT [6], Sinus epineural CUÉNOT [10]) führt, so wird dieselbe bei der Regeneration ganz unabhängig von dem Pseudohämalsystem gebildet. Während letzteres ein Derivat des Enterocöls ist, repräsentirt die Epineuralhöhle ein schizodermales Gebilde, welches durch die Loslösung des Nervenstammes von der anliegenden Epithelschicht entsteht. Daher besitzt die Epineuralhöhle bei frühen Stadien jene zellige Hülle noch nicht, von welcher sie bei älteren Stadien an ihrer ganzen Oberfläche ausgekleidet wird. Nach CUÉNOT (10) »les sinus épineuraux ne sont revêtu d'aucun épithélium — ils sont simplement limités par du tissu conjonctif« (p. 460). Der Epineuralkanal hat demnach, im Widerspruch mit den Angaben LUDWIG's und KÖHLER's, keinerlei morphologische Beziehung zu den perihämalen Kanälen.

Während die beiden vom Cölom abgetrennten Röhren sich allmählich umbilden und längs der Krümmung des Ambulacralkanals, welchen sie die ganze Zeit über dicht umschließen, hinwandern, beginnen in dem übriggebliebenen Theil der Leibeshöhle neue Veränderungen aufzutreten. Ihre Seitenpartien beginnen nach unten auszuwachsen und sich gleichsam von der allgemeinen Höhle vorzustülpen, was zu Bildern führt, wie sie in Fig. 13 wiedergegeben sind. Wir sehen hier, dass zwei Säcke symmetrisch seitlich von der unteren Wand der allgemeinen Cölomhöhle abgehen. Diese Säcke schnüren sich später von der allgemeinen Höhle ab, und es bilden sich zwei längliche, im Querschnitt fast runde, mit einer Schicht cölothelialer Zellen ausgekleidete Röhren, welche sich zu den Seiten des Ambulacralkanals, aber etwas nach oben zu, zwischen diesem und dem übrigen Cölom, lagern. Diese länglichen Hohlräume werden paarweise nicht längs der ganzen Ausdehnung der Oberfläche des regenerirenden Armes, sondern in Abschnitten angelegt; auf sagittalen Längsschnitten kann man sehen, dass einem jeden sich neubildenden Segment des neuen Armes ein Paar der beschriebenen langen Cölomröhren entspricht, welche von dem, alle Lücken zwischen den Organen des neuen Armes ausfüllenden, in Bildung begriffenen embryonalen Gewebe umgeben sind. Diese Röhren bleiben nicht lange hohl. Quer- und Längsschnitte zeigen uns, dass von dem die Röhren auskleidenden einschichtigen Endothel sich Zellen ablösen, welche sich mit außerordentlicher Intensität auf karyokinetischem Wege theilen, und allmählich die ganze Höhlung anfüllen. An Längsschnitten kann man sodann interessante Umwandlungen dieser Zellen beobachten. Ihre Anfangs runden Kerne nehmen eine längliche Gestalt an und werden oval und stark granulirt. Das äußerst spärliche Plasma dieser Zellen, welches an einem Pole des Kernes eine sehr dünne Schicht bildet, zieht sich am entgegengesetzten Pol zu einem dünnen, strangförmigen Fortsatz aus. Dieser Strang zieht sich sehr in die Länge, nimmt an Dicke zu, und nach einer Reihe von Übergangsstufen erhalten wir typische Muskelzellen, welche sich sofort karyokinetisch theilen etc.

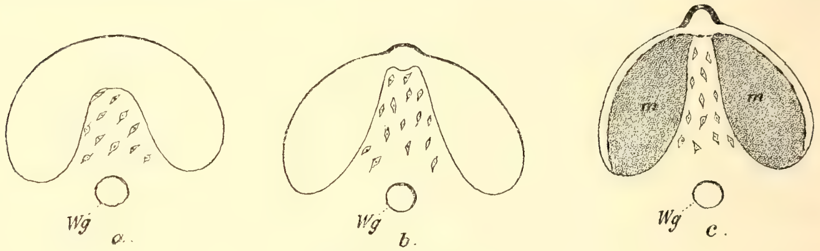
(Fig. 29); als Schlussergebnis dieser Vorgänge erhalten wir statt hohler Cölomsäcke kompakte Komplexe von Muskelzellen. Diese letzteren differenziren sich und bilden zwei zu den Seiten des Ambulacralkanals liegende Muskelstränge, was durchaus dem Bilde entspricht, welches wir im Arme des erwachsenen Thieres finden. Selbstverständlich erfolgt die Bildung dieser Muskelfragmente nicht in allen Segmenten gleichzeitig. Zu der Zeit, wo die Cölomhöhlen in den dem alten Arm zunächst liegenden Segmenten bereits dicht mit Muskelzellen gefüllt sind, geht in den apicalen Segmenten erst die Anlage der oben beschriebenen paarigen Säcke aus dem Cölom vor sich; die mittleren, dazwischen liegenden Segmente bieten je nach ihrem Alter eine ganze Reihe allmählicher Übergänge zwischen den beiden Grenzstadien. Diese metamere Bildung cölothelialmuskulärer Hohlräume bedingt die primäre Segmentation des neuen Armes.

Die beiden unteren Muskelfragmente entstehen demnach aus dem Cölothel der beiden abgeschnürten Cölomhöhlen. Eine cöletheliale Abstammung der Muskeln ist auch für die Regeneration einiger Anneliden charakteristisch (SCHULTZ, 20).

Nach dem Verlauf der eben beschriebenen Veränderungen in der Leibeshöhle muss diese letztere, ehe sie sich zu jener engen Cölomhöhlung ausbildet, welche wir im normalen Arm der erwachsenen *Amphiura* finden, noch eine ganze Reihe von Umwandlungen durchmachen. Wir haben bereits auf die Gestaltung der Leibeshöhle im regenerirenden Arm noch vor der Abschnürung der zukünftigen Pseudohämalkanäle hingewiesen; auf diesem frühen Stadium hat die Cölomhöhle die Gestalt eines komprimirten Sackes, welcher mit seiner oberen Wandung der äußeren Körperschicht — dem Ektoderm — anliegt, mit der unteren, inneren dagegen, den Ambulacralkanal umfasst. Dies ist die typische Form der Leibeshöhle. Auf diesem Stadium ist die gesammte Höhle in ihrer ganzen Ausdehnung mit einer gleichmäßigen Schicht kubischer Endothelzellen ausgekleidet. Betrachten wir nunmehr die Fig. 12, welche einen Querschnitt durch den Arm im Stadium des Anfangs der Bildung der Pseudohämalkanäle darstellt, so sehen wir, dass die Cölomhöhle hier bedeutend angewachsen ist, fast den ganzen oberen Abschnitt des Armes einnimmt und ebenfalls mit ihrer oberen Wandung dem Ektoderm dicht anliegt; dabei ist bereits eine Differenzirung der gesammten Cölothelschicht — einerseits in ein kubisches Cölothel, welches im centralen Theil in ein cylindrisches, die ganze obere Fläche auskleidendes Cölothel übergeht und andererseits in ein flaches, die untere an den Ambulacralkanal grenzende Wandung des Cöloms auskleidendes Cölothel — zu bemerken.

Dasselbe Bild stellt auch ein Schnitt durch die Knospe im Stadium der beginnenden Bildung der zukünftigen Muskelsäcke (Fig. 13) dar.

Wir sehen hier dieselbe geräumige, fast halbcylinderförmige Höhlung mit nach innen vorgewölbter unterer Wandung. Betrachten wir unsere schematische Zeichnung, so können wir uns den Verlauf des Bildungsprocesses sowohl des dorsalen Cölomkanals mit den seitlichen spaltförmigen Säcken, wie auch der darunterliegenden großen, für den normalen Arm charakteristischen Muskelfragmente, deutlich vorstellen (Textfiguren *a*, *b*, *c*). Wir bemerken (Textfig. *a*), dass sich die innere, untere Oberfläche der Cölomhöhle — wahrscheinlich in Folge des Wucherns des Bindegewebes über dem Ambulacralkanal — nach innen (oben) zu vorwölbt. Eine derartige Einstülpung des centralen Theils der unteren Cölomwand hat zur Folge, dass die ganze Cölomhöhle in der Mitte eingeengt wird, und sich in drei Abschnitte theilt — zwei geräumige laterale, einander an den Seiten des Armes gegenüberliegende Höhlen, und einen centralen engen, beide Seitenhöhlen mit einander verbindenden, in seinem oberen Abschnitt mit flimmerndem cylindrischen Cölothel ausgekleideten spaltförmigen Abschnitt (Textfig. *b*). Diese Spalte bildet einen im Querschnitt fast dreieckigen, durch den ganzen Arm verlaufenden engen Kanal, welcher dem typischen dorsalen Cölomkanal der Ophiuren entspricht. Was die lateralen Säcke betrifft, so bleibt von jedem derselben nur eine enge, längs der oberen Wandung desselben verlaufende Spalte übrig. Der ganze übrige Hohlraum wird durch Umbildung der Cölothelzellen der unteren Sackwandungen in Muskelfasern zu einem Muskelfragment umgewandelt (Textfig. *c*). Der muskulöse Abschnitt jeder Höhle wird von einem Epithel flacher Zellen ausgekleidet, welches durch



Textfiguren *a*—*c*.

Wucherung des unverändert gebliebenen Cölothels entsteht, durch welches der muskulöse Abschnitt von den nicht ausgefüllten oberen, den für die Ophiuren typischen lateralen Cölomsäcken entsprechenden Spalten abgetheilt wird (Fig. 27).

Diese Säcke stehen im Zusammenhang mit den Pseudohämalkanälen, wie dies für große Ophiuren schon durch Cuénot, Ludwig, Teuscher u. A. nachgewiesen wurde.

Bei der Untersuchung des Pseudohämalsystems an erwachsenen Stadien drängt sich uns folgende Betrachtung auf. Auf Fig. 31 sehen wir unter dem Ambulacralkanal auf den oberen Wandungen beider Pseudohämalhöhlen Komplexe von Zellen, welche in zwei neben einander liegenden zelligen Gebilden angeordnet sind; in Fig. 31 sind diese letzteren mit *nr* bezeichnet. Die erwähnten Gebilde sind unbedingt nervöser Natur und entsprechen den bereits von Jickeli für Ophiuren beschriebenen paarigen Nervenstämmen (dorsales radiales System). Ihre Lage veranlasst zu der Vermuthung, sie verdankten mesodermalen Elementen ihren Ursprung. Die Vermuthung des mesodermalen Ursprungs der tief liegenden Nervenstämme (Lange'sche Nerven) wurde bereits von Cuénot (10, p. 459), wenn auch mit großer Vorsicht, ausgesprochen. Er sagt: »sur la face inférieure du système épidermique se trouvent des amas de noyaux qui représentent le rudiment du système nerveux profond; je suis porté à croire qu'ils sont de nature mésodermique, mais il serait bien possible qu'ils résultent d'un bourgeonnement latéral des cellules ectodermiques des centres nerveux«. Was das »Système nerveux profond« Cuénot's, d. h. die Lange'schen Nerven (tiefgelegenes Nervensystem) betrifft, so schließe ich mich der letzteren Annahme des französischen Forschers an; bezüglich der von mir beschriebenen nervösen Gebilde (Jickeli, dorsales radiales System) jedoch ist es mir für den Augenblick nicht möglich, mich in bestimmter Weise auszusprechen.

Übersicht der Ergebnisse.

Die Degeneration der durch die Amputation verletzten Gewebe des Armes erfolgt auf dem Wege der Phagocytose. Die Rolle von Phagocyten übernehmen sowohl frei umherirrende Zellen wie auch Elemente bindegewebiger Natur. In einigen Fällen erfolgt das Zuheilen der Wunde durch Bildung einer homogenen Masse über der Amputationsfläche, welche aller Wahrscheinlichkeit nach als Gerinnungsprodukt von aus dem Arm nach der Wunde hin strömenden Flüssigkeiten aufzufassen ist. In der Folge wird diese provisorische Hülle, und zwar ebenfalls auf dem Wege der Phagocytose, wieder resorbirt. Die ersten Anzeichen der Regeneration bestehen in dem Wuchern der Haut, welche, indem sie zusammenwächst, eine feste, kompakte Schicht über der Amputationsfläche bildet. Der Ambulacralkanal wächst aus dem alten Kanal und krümmt sich in der in Bildung begriffenen Knospe bisweilen nach der ventralen Seite hin. Durch die Wucherung des Ambulacralkanals wird eine Hervorstülpung der ihm anliegenden Hautschicht bedingt, welche über der Amputationsfläche eine kleine Anschwellung — die Anlage des neuen Armes — bildet. Das Mesoderm des neuen Armes wird auf zweierlei Weise angelegt: der größere Theil, das Mesenchym, entsteht durch das Eindringen der bindegewebigen, wandernden, amöboiden, bei der Degeneration die Rolle von Phagocyten spielenden Zellen aus den Geweben des Armstumpfes in die sich bildende Knospe. Der andere Theil des Mesoderms bildet sich aus der Hautschicht der Knospe durch Abtrennung von bindegewebigen mesodermalen Zellen von der inneren Oberfläche dieser Schicht.

Das Cölom geht aus der alten Leibeshöhle hervor. Durch Lostrennung zweier seitlicher Abschnitte von der Leibeshöhle werden zwei Paare von Höhlen gebildet. Das erste Paar, welches unter den Ambulacralkanal verlagert wird, und hier mit seinen Wandungen zusammenstößt, bildet den paarigen Pseudohämalkanal, welcher hier wie bei den Asteriden durch ein vertikales Septum — das Verwachsungsprodukt der Wände beider Cölomhöhlen — in zwei Hälften getrennt wird. Das zweite Paar abgeschnürter Cölombezirke bildet durch Umwandlung der Cölothelzellen in Muskelzellen die unteren Muskelfragmente. In der Masse des beide Pseudohämalkanäle trennenden Mesenteriums, welches bei *Amphiura* auch im normalen Arme bestehen bleibt, wird das Blutgefäß angelegt.

Der Epineuralkanal ist eine Bildung des Schizocöls, welche durch Hinwegrücken des Nervenstammes vom Epithel entsteht, und hat demnach ontogenetisch keinerlei Beziehungen zu dem Pseudohämalkanal, welcher, wie wir sahen, ein Derivat des Enterocöls ist. Die oberen Muskelfragmente sind gleich den unteren ebenfalls cölothelialen Ursprungs. Sie entstehen aus den lateralen Cölomsäcken, welche durch Theilung der Cölomhöhle in einen centralen (den späteren Dorsalkanal) und seitliche Abschnitte entstehen; diese Theilung der Leibeshöhle erfolgt dadurch, dass das Bindegewebe von der unteren Seite in dieselbe hineinwächst, und die untere Cölomwand zwingt sich nach dem Inneren der Höhle vorzustülpen.

Der Nervenstamm wird bei der Regeneration aus dem Ektoderm neu angelegt, und bildet in den frühesten Stadien eine auf der ventralen Seite nach dem Ektoderm zu offene Rinne, und zuletzt ein Rohr mit deutlich ausgesprochenem Lumen; diese Bildungsweise des Nervenstammes berechtigt dazu auf die Verwandtschaft der Ophiuren mit den Enteropneusten hinzuweisen, deren »Kragenmark« bei den Larvenstadien außerordentlich an das orale Nervenrohr der Ophiuren erinnert.

Das periphere Nervensystem entsteht durch Wucherung des centralen Stammes. Die tiefliegenden paarigen Nervenstämme entstehen augenscheinlich aus dem unpaaren oralen Stamm. Bei *Amphiura* und *Ophiopholis* bemerkt man über den Pseudohämalkanälen, an deren Wandung liegende Komplexe von Nervenzellen, welche zwei direkt unter dem Ambulacralkanal, d. h. in den Mesodermbezirken des Armes liegende Nervenstämme (dorsales radiales System — Jickeli) bilden.

Die Ambulacralfüßchen entstehen durch Evagination der Seitentheile des Ambulacralkanals. An ihrer Entwicklung nimmt der Nervenstamm bedeutenden Antheil.

Die postembryonale Entwicklung der Ophiuren ist so wenig untersucht worden, dass wir die Vorgänge während der Bildung des Armes bei der Regeneration und bei der normalen Entwicklung nicht in ihren Einzelheiten mit einander vergleichen können; indem wir aber die erhaltenen Facta mit einander vergleichen, müssen wir zu der Überzeugung gelangen, dass der Regenerationsprocess nach dem Princip des embryologischen Processes erfolgt. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die in gegenwärtiger Zeit in den Vordergrund gedrängte Frage über die Beziehungen der Keimblättertheorie zu dem Regenerationsprocess für die Ophiuren im bejahenden Sinne entschieden werden muss. Wir sehen, dass alle Organe in dem sich neubildenden Arme aus den entsprechenden Organen des alten Armes hervorwachsen (Ambulacralkanal, Cölom), oder Produkte des entsprechenden Keimblattes sind. So differenzirt sich der Nerv aus dem Epithel (Ektoderm), und die Muskeln differenziren sich aus dem Cölothel, welches sich bei den Ophiuren nach Russo (14) aus dem Mesoderm entwickelt.

St. Petersburg, im Juni 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. Ed. Perrier, Recherches sur l'anatomie et la régeneration des bras de la Comatula rosacea. Arch. Zool. Expérim. Tome II. 1872.
2. H. Simroth, Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII. 1877.
3. H. Ludwig, Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.
4. N. Christo Apostolidès, Anatomie et développement des Ophiures. Arch. Zool. Expérim. Vol. X. 1882.
5. Koehler, Recherches sur l'appareil circulatoire des Ophiures. Ann. Scienc. Nat. Vol. II. 1887.
6. Cuénot, Études anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. Arch. Zool. Expérim. Vol. VI. 1888.
7. O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 4. Theil. Ophiuren und Crinoideen. 1889.
8. O. Frédéricq, L'autotomie chez les étoiles de mer. Revue Scient. Tome XXXIX. No. 19.
9. Preyer, Über die Bewegungen der Seesterne. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Tome VII. 1886—1867.
10. Cuénot, Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biologie. (van Beneden.) Vol. XI. 1891.
11. E. W. Mac Bride, The development of the genital organs, ovoid gland, axial and aboral sinusses in Amphiura squammata, together with some remarks on Ludwig's haemal system in this Ophiurid. Quart. Journ. Micr. Scienc. Vol. XXXVIII.
12. Cuénot, Notes sur les Echinodermes. Zool. Anz. Jahrg. XV. 1892.
13. E. W. Mac Bride, The organogeny of Amphiura squamata. Ibid. Jahrg. XV.
14. Russo, Embryologia dell' Amphiura squamata. Atti Acad. Napoli. Vol. V. 1893.
15. H. Ludwig, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Echinodermata. 1896.
16. E. W. Mac Bride, The development of Asterina gibbosa. Quart. Journ. Micr. Scienc. Vol. XXXVIII.
17. Seitaro Goto, The Metamorphosis of Asterias pallida, with Special Reference to the Fate of the Body cavities. Journ. College of Sciences Univers. Tokyo Japan. Vol. X. 1898.
18. E. W. Mac Bride, Notes on Asterid Development. A criticism of Seitaro Goto work on Asterias pallida. Zool. Anz. Jahrg. XXI. 1898.
19. Helen Dean King, Regeneration in Asterias vulgaris. Arch. Entwicklungsmechanik. Bd. VII.
20. E. Schultz, Aus dem Gebiete der Regeneration. Diese Zeitschr. 1899.
21. Spengel, Monographie der Enteropneusten. Fauna und Flora des Golfes von Neapel.
22. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Heft 4. Echinodermata
23. Carl F. Jickeli, Vorläufige Mittheilungen über das Nervensystem der Echinodermen. Über das Nervensystem der Ophiuren. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

af, Ambulacralfüßchen;
bg, Bindegewebe der Haut;
coel, Cölom;
ct, Cölothel;
cu, Cuticula;
dk, dorsaler Cölomkanal;
ect, Ektoderm;
ed, Endothel;
ep, Epithel;
epn, Epineuralkanal;
epr, epineuraler Ringkanal;
gz, Ganglienzellen;
Jik.nr, radiales dorsales Nervensystem;
lr, Blutgefäß;
m, degenerirende Muskelfasern;
mes, Mesoderm;
mf, Muskelfasern;
n, Nervenstamm;
na, Ambulacralnerv;
nf, Nervenfaser;
psh, Pseudohämalkanäle;
st, Septum zwischen den Pseudohämalkanälen;
tln, tief gelegenes Nervensystem;
wg, Ambulacralkanal;
wz, Wanderzellen.

Tafel XVII.

Fig. 1. Frontalschnitt durch einen Arm in einem frühen Stadium des Regenerationsprocesses.

Fig. 2. Frontaler Längsschnitt durch eine Knospe. Die Regenerationshöhle ist noch nicht von Mesodermzellen angefüllt.

Fig. 3. Frontalschnitt durch einen Arm. Bildung der schützenden Hülle (*o*). Degeneration der Muskelfragmente durch Phagocytose (*wz*, Phagocyten). Die Haut ist über der Amputationsfläche zusammengewachsen (*ht*).

Fig. 4. Frontalschnitt durch eine Knospe. Die Mesodermschicht (*mes*) ist bereits vollständig differenzirt.

Fig. 5. Zwei Typen von Phagocyten mit aufgenommenen Karminkörperchen.

Fig. 6. Process der Mesodermbildung. Die Mesenchymzellen wandern in die Regenerationshöhle ein.

Fig. 7. Querschnitt durch eine Knospe im frühesten Stadium der Entwicklung. Das Mesoderm hat sich noch nicht gebildet.

Fig. 8. Querschnitt durch eine Knospe im Stadium der Einwanderung der Mesenchymzellen.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Knospe im Stadium der endgültigen Differenzirung des Mesoderms.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Knospe, in welcher das Cölom aufzutreten beginnt.

Fig. 11, 12, 13, 14. Querschnitte durch einen regenerirenden Arm in vier auf einander folgenden Entwicklungsstadien.

Fig. 15. Abspaltung der Bindegewebszellen (Mesoderm) von der Hautschicht.

Fig. 16. Degeneration der Muskelzellen durch Phagocytose.

Fig. 17 u. 32 (Taf. XVIII). Wuchern des amputirten Nerven.

Tafel XVIII.

Fig. 18 u. 25. Zwei Entwicklungsstadien des Ambulacralkanals.

Fig. 19. Erstes Stadium der Differenzirung des Nerven. Abspaltung des epithelialen Nervenplättchens (*epnr*) von dem Ektoderm.

Fig. 20—24. Schematische Darstellung der allmählichen Differenzirung des Nervenstammes.

Fig. 25 siehe Fig. 18.

Fig. 26. Querschnitt durch ein Ambulacralfüßchen an der Stelle, wo dasselbe unter dem Nerv hindurchtritt.

Fig. 27. Differenzirung der oberen Muskelfragmente aus dem Cölothel.

Fig. 28. Bildung der oberen (tief gelegenen) Nervenstämme.

Fig. 29. Histogenese der Muskelzellen.

Fig. 30. Austritt des neugebildeten Ambulacralfüßchens nach außen. Im Epithel sind Anzeichen direkter Kerntheilung zu bemerken.

Fig. 31. Querschnitt durch einen erwachsenen Arm von *Amphiura.* Über den Pseudohämalkanälen sieht man das radiale dorsale Nervensystem JICKELI = *Jik.nr.*

Fig. 32 siehe Fig. 17.

Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien.

Von

O. Bütschli.

Mit Tafel XIX—XXI und 2 Figuren im Text.

Einleitung.

Studien über kolloidale gallertige Körper, ihre Mikrostruktur und die damit zusammenhängenden Eigenthümlichkeiten, lenkten meine Aufmerksamkeit schon vor einer Reihe von Jahren auch auf die kolloidale Kieselsäure. Nachdem ich schon 1893 und 1894 Einiges über die Mikrostruktur der Kieselgallerte mitgetheilt und diese Beobachtungen 1898 ausführlicher dargelegt hatte, berichtete ich vor Kurzem (1900) über weitere Studien auf diesem Gebiet, die sich sowohl mit dem feineren mikroskopischen Bau der im Laboratorium hergestellten Kieselgallerten, als auch dem der natürlich vorkommenden, des sog. Tabaschir (aus Bambusrohr), des Hydrophan und der Opale beschäftigten. — Unter diesen Umständen lag es nahe, auch die bei thierischen Organismen auftretenden kieseligen Skelettgebilde auf ihre Mikrostruktur vergleichsweise zu prüfen, um so mehr, als ich schon früher gelegentlich Einiges beobachtet hatte, was für das Vorkommen ähnlicher Strukturen bei den Spicula der Kieselschwämme sprach. Dass gerade die Kieselnadeln der Schwämme zunächst zu solchen Untersuchungen ausgewählt wurden, folgt schon daraus, dass sie leicht in größerer Quantität zu haben sind. Im Anschluss an die Studien über Kieselnadeln wurden auch die Kalkspicula von *Leucandra* in gewisser Hinsicht ein wenig geprüft, ohne jedoch diesen Gegenstand ernstlicher zu bearbeiten.

Im Allgemeinen hebe ich hervor, dass das, was ich im Nachfolgenden mittheile, in keiner Hinsicht etwas Vollständiges zu sein beansprucht, sondern nur Bericht über einige Beobachtungen giebt, die vielleicht dazu beitragen mögen, dass die Bearbeitung dieser interessanten Erzeugnisse des Organismus von Solchen, welche dieser Gruppe näher stehen, in systematischer und ausgedehnter Weise vorgenommen wird.

1. Untersuchungen an Kieselspicula (Geodia, Tethya).

A. Allgemeines, Schichtung, feine Struktur, Verhalten beim Glühen.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf die Nadeln zweier Tetractinelliden, der *Geodia placenta* O. Schmidt und der *Tethya lyncurium* Johnst., und zwar wurden auch von diesen wesentlich nur die großen Spicula, d. h. die Ankernadeln der *Geodia*, sowie die großen Stabnadeln dieser und der *Tethya* verfolgt. Das Material von *Geodia* wurde einem getrockneten Exemplar entnommen, dessen Kieselelemente durch Maceration und Kochen mit 10%iger Salzsäure isolirt wurden. Da den so dargestellten Nadeln noch einige Verunreinigungen beigemischt waren (wohl hauptsächlich Cellulosefragmente pflanzlicher Herkunft), so wurde ein Theil des Materials noch mit koncentrirter Schwefelsäure gekocht und, als auch damit die verkohlten Verunreinigungen nicht völlig zerstört wurden, das Kochen in Schwefelsäure mit Zusatz von etwas Chromsäure wiederholt. Dies Material, welches dann durch nochmaliges Auskochen mit verdünnter Salzsäure und reichliches Auswaschen mit Wasser weiter gereinigt wurde, erwies sich ganz frei von Verunreinigungen.

Die Kieselelemente der *Tethya* wurden aus einem in Alkohol konservirten Schwamm (Mittelmeer) durch Auflösen der organischen Substanz mit künstlichem Magensaft isolirt; da sie sich noch etwas verunreinigt zeigten, so wurden sie nochmals mit schwacher Natronlauge einige Zeit gekocht. Sie waren dann ganz frei von Verunreinigungen.

Die seitherigen Untersuchungen ergaben mit Bestimmtheit, dass die Kieselnadeln der Schwämme aus sog. amorpher, den Opalen des Mineralreichs und den künstlich herstellbaren Kieselgallerten entsprechender Kieselsäure bestehen. Hierfür sprechen: 1) der gewöhnliche Mangel der Doppelbrechung, was schon Ehrenberg erkannte, M. Schultze (1860), Sollas (1885), v. Ebner (1887) u. A. bestätigten. Auch ich finde das Gleiche. Die Spuren von Doppelbrechung, die sich hier und da beobachten lassen, können auf Oberflächenpolarisation zurückgeführt werden.

2) Das specifische Gewicht entspricht dem der amorphen Kieselsäure, das nach v. SCHAFFGOTSCH (1846) und H. ROSE (1859) durchschnittlich 2,2 beträgt; die natürlich vorkommenden amorphen Kieselsäuren besitzen jedoch im natürlichen Zustand ein etwas geringeres spec. Gew. (etwa 1,97—2,16) und erreichen erst nach längerem Glühen das spec. Gew. 2,2. Das spec. Gew. bestimmte SOLLAS (1885) für die Nadeln einer *Renieride* und einer *Lithistide* zu 2,04, THOULET (1884) für gewisse große Kieselnadeln zu 2,0361. In beiden Fällen wurde die Bestimmung durch Aufsuchen gleich schwerer Flüssigkeiten von bekanntem specifischen Gewicht ausgeführt.

3) Der Brechungsindex der Kieselnadeln ist der der amorphen Kieselsäure. SOLLAS (1885) fand ihn gleich 1,449, was mit dem der Opale sehr gut übereinstimmt.

4) Die Kieselnadeln werden sehr leicht von Alkalihydratlösungen angegriffen; durch starke Kalilauge schon in der Kälte, energischer beim Kochen (s. besonders SOLLAS 1879 und 1888). Auch diese Eigenschaft theilen sie mit der amorphen Kieselsäure.

Die Kieselgebilde anderer Organismen, wie Radiolarien und Diatomeen, verhalten sich, so weit bekannt, ebenfalls wie amorphe Kieselsäure.

In Hinsicht auf den feineren Bau der Kieselnadeln ist zunächst der wohl ganz allgemein verbreiteten Schichtung zu gedenken, welche unter den natürlichen opalartigen Kieselsäuren nur dem Hyalith eigen ist, der jedoch auch in seiner Entstehung, durch successive Ablagerung in Hohlräumen basaltischer Gesteine, den Kieselnadeln am nächsten kommt. Um so eigenthümlicher ist dagegen, dass gerade der Hyalith kräftig negativ doppelbricht, was M. SCHULTZE (1863) und BEHRENS (1871) durch Spannungserscheinungen der successive gebildeten Schichten beim Austrocknen zu erklären suchen. Hiernach sollte man eigentlich bei den geschichteten Kieselnadeln der Schwämme etwas Ähnliches erwarten. Die Schichtung der Spicula besitzt im Allgemeinen den Charakter, welchen organische Produkte des Organismus so häufig zeigen, d. h., es alterniren meist sehr feine, etwas verschieden stark lichtbrechende Schichten mit einander. Es ist dies, wie gesagt, der gleiche Bau, dem wir bei Cellulose- und Chitingebilden so gewöhnlich begegnen, und der in entsprechender Weise bei Sphärokrystallen organischer und anorganischer Stoffe so häufig ist. Ich erinnere nur an die Sphären des Inulins und der Stärke, eben so jedoch auch an die rein anorganischen des kohlensauren Kalks und des Schwefels (s. BÜTSCHLI, 1898 und 1900). Andererseits erachte ich es jedoch sehr wahrscheinlich, dass auch die so gewöhnliche Schichtung oder Zonarstruktur der Krystalle vielfach, wo nicht Zwillingsbildungen vorliegen, auf entsprechenden Strukturverhältnissen beruhe (s. 1898 und 1900). Der Grund der verschiedenen Lichtbrechung der abwechselnden Schichten ist, dass sie nicht homogen sind, sondern von zahlreichen feinsten Hohlräumchen durchsetzt, d. h. einen sehr feinwabigen Bau nach meiner Auffassung besitzen. Je nachdem nun das Volum der Hohlräumchen, im Verhältnis zu der festen Substanz, größer oder kleiner ist, wird die betreffende Schicht etwas schwächer oder stärker lichtbrechend sein (vgl. hierzu namentlich auch die Erörterungen über die Verhältnisse der Kieselgallerten in meiner Arbeit [II] von 1900).

Unter diesen Umständen war von vorn herein zu vermuthen, dass auch die Schichtung der Kieselnadeln auf denselben Bedingungen beruhe und daher auch ihren Kieselschichten eine solch' feine Hohlräumchenstruktur zukomme. Dies war um so wahrscheinlicher, als ich sowohl bei den künstlichen Kieselgallerten als bei den natürlichen (Tabaschir, Hydrophan und Opale) eine Hohlräumchen- oder Wabenstruktur ganz allgemein verbreitet nachgewiesen habe (1900 II und früher).

In der Arbeit über die Kieselgallerten wurde im Besonderen erörtert und erwiesen, dass diese Struktur bei den künstlichen Gallerten und wohl auch meist bei dem Tabaschir sowohl im trockenen als im völlig imbibirten Zustand nicht wahrgenommen werden kann, weil die Wände der Räumchen so dünn sind, dass sie unter der Grenze des Sichtbaren bleiben; dass jedoch unter gewissen Bedingungen, d. h. in einem Moment des unvollständigen Austrocknens oder bei unvollständiger Erfüllung der Hohlräumchen mit Flüssigkeiten die Struktur sehr deutlich hervortritt. Der Grund dieser Erscheinung liegt zweifellos darin, dass im letzteren Fall die dünnen Wände der Hohlräumchen durch die beiderseits adhärirenden dünnen Flüssigkeitsschichten so weit verstärkt sind, dass sie sichtbar werden.

Da nun die Schichten der untersuchten Kieselnadeln weder bei Betrachtung in toto, noch auch in dünnsten, durch Zertrümmerung erhaltenen Fragmenten eine feinere Struktur erkennen lassen, so lag es nahe zu versuchen, ob sie unter ähnlichen Bedingungen wie die künstlichen Kieselgallerten, d. h. beim Austrocknen aus Wasser vorübergehend eine Struktur zeigen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Lufttrockene Nadeln, die angehäucht werden, und deren Austrocknen man unter dem Mikroskop bei hinreichender Vergrößerung verfolgt, werden dabei nie trübe oder weiß (resp. braun im durchfallenden Licht) und zeigen in keinem Moment etwas von feinerer Struktur. Das Ergebnis war eigentlich nicht überraschend, denn die Kieselnadeln verhalten sich in so fern wesentlich anders als die künstlichen Gallerten und der Tabaschir, als sie sich, im trockenen Zustand in Wasser gebracht, nicht damit imbibiren, oder doch nur in äußerst geringfügigem Maße (die genaue Feststellung erforderte Untersuchung einzelner sehr großer Nadeln); jedenfalls ist bei der Überführung lufttrockener Nadeln in Wasser oder sonstige Flüssigkeiten nie etwas von Luftaustritt wahrzunehmen, wie bei den künstlichen Kieselgallerten, dem Tabaschir und Hydrophan. In dieser Hinsicht verhalten sich also die Kieselnadeln analog den Opalen und dem Hyalith, die ebenfalls keinen Luftaustritt zeigen und nur sehr geringfügige Flüssigkeitsmengen zu imbibiren im Stande sind. Auch die später mitzutheilenden Erfahrungen werden zeigen, dass die Kieselsubstanz der Spongiennadeln von Flüssigkeiten nicht durchdrungen wird, und dass sie daher jedenfalls auch die Verdunstung eventuell eingeschlossener Flüssigkeiten sehr energisch hindert.

Unter den angeführten Bedingungen ist es also ausgeschlossen, dass eine feine Wabenstruktur der Schichten, wenn sie vorhanden sein sollte, durch das, bei den künstlichen Kieselgallerten und dem Tabaschir von mir verwendete Verfahren sichtbar gemacht werden könnte.

Dass aber eine solche Struktur doch vorhanden sein dürfte, nur zu fein für die Wahrnehmung, wurde durch die gelegentliche Beobachtung einer stumpfspitzigen Stabnadel von *Geodia* wahrscheinlich (s. Taf. XIX, Fig. 7, Vergr. 3200). Diese in Kanadabalsam untersuchte Nadel, welche zuvor einige Zeit in wässeriger Methylenblaulösung gewesen und einen ganz schwach bläulichen Ton angenommen hatte[1], zeigte am stumpfen Ende einen recht deutlichen Wabenbau der den Achsenfaden zunächst umlagernden Schichten. Die Photographie wird dies klarer hervortreten lassen als eine Beschreibung durch Worte. Auch der Achsenfaden (*a*) war deutlich feinwabig gebaut und in seinem Ende, so weit dies dunkler erscheint, waren die Hohlräumchen der Waben sicher von Gas erfüllt.

Diese *Geodia*-Nadel blieb aber bis jetzt die einzige, an welcher ich im nicht weiter veränderten Zustande eine Andeutung von Wabenbau der Kieselsubstanz beobachtete. Einstweilen dürfte es nicht möglich sein, die Bedingungen zu präcisiren, welche bei dieser Nadel die Struktur sichtbar machten. Dagegen giebt es ein einfaches Mittel, um eine ausgezeichnet schöne, feinwabige Mikrostruktur in der gesammten Kieselsubstanz hervortreten zu lassen; dazu genügt nämlich relativ schwaches Erhitzen der Nadeln.

---

[1] Es handelte sich dabei aber wohl sicher nur um eine Adsorption der Farbe auf der äußeren Fläche der Nadel.

Schon BOWERBANK (1858) hatte beobachtet, dass die sehr biegsamen und elastischen Nadeln von *Craniella cranium* (= *Thetea cranium* bei BOWERBANK) beim Erhitzen in einer Spiritusflamme bis zur Weißgluth (»white heat«) ihren Durchmesser beträchtlich vergrößern und nun zu »extremely thin tubes of silex lined with a dense and nearly opake film of charcoal, rough and granulated in its appearance« geworden sind (p. 283). Ähnlich verhielten sich auch die Nadeln von *Geodia McAndrewii* Bwb. Hieraus wollte er schließen, dass diese Nadeln nur eine dünne Rinde von Kieselsubstanz besäßen, ihr Inneres dagegen aus verbrennlicher Hornsubstanz bestände. Nadeln anderer Kieselschwämme dagegen, die sich beim Glühen weniger änderten, beständen aus mehr Kieselsäure, ja sogar fast ohne Beimischung organischer Substanz.

Auch M. SCHULTZE (1860, p. 17) sah, dass die Schopfnadeln von *Hyalonema* sich beim Erhitzen bräunen, und dass die Schichtung deutlicher wird, was schon GRAY beobachtet habe; die Schichten blättern sich auch ab. Aus diesen und anderen Erfahrungen ist er geneigt zu schließen, dass in den Kieselnadeln Schichten von Kiesel und organischer Substanz alterniren, und dass dies »die Ursache der Schichtstreifung sei«. Doch zeigten die abgeblätterten, bis zur Weißgluth erhitzten Kieselschichten kein homogenes, sondern »ein unregelmäßig getüpfelt körniges, manchmal blasiges Ansehen«. Letzteres könne auf dem Wassergehalt der amorphen Kieselsäure beruhen, doch »wäre daneben ein Gehalt von organischer Substanz möglicherweise mit im Spiele«.

Richtiger beurtheilte KÖLLIKER (1864) die beim Glühen hervorgerufenen Veränderungen der Nadeln; er studirte die von *Tethya*, *Geodia* und *Ancorina*. Die Bräunung der Nadeln rühre nicht von Kohle her, wie BOWERBANK annahm, sondern von »Luft[1], die in vielen feinen Höhlen und Spalten enthalten ist« (p. 60). Bei »gewissen Gattungen« lasse sich diese »Luft« durch Kochen der Nadeln in Terpentinöl austreiben. Sie trete häufig spaltartig zwischen den

---

[1] Obgleich KÖLLIKER stets von »Luft« spricht, ist doch aus seiner Darstellung klar, dass er darunter nicht Luft im speciellen Sinne, sondern Gas versteht.

Schichten auf. Wahrscheinlich stamme die Luft aus dem Inneren der Nadel und entstehe durch Verbrennen des Centralfadens und »zarter, zwischen den Kiesellamellen enthaltener Lagen organischer Materie«, doch könne auch der Wassergehalt »an dem Auftreten von Luft« einen Antheil haben.

Wenn man die Nadeln von *Geodia* und *Tethya* schwach glüht, so werden sie im auffallenden Licht weiß und undurchsichtig, im durchfallenden braun bis ganz undurchsichtig. Auch zerspringen sie häufig.

Einige Messungen an solch' schwach geglühten und sonst in keiner Weise deformirten Nadeln von *Geodia* ergaben, dass ihre Länge keine sichere Veränderung erfährt, dass dagegen die Dicke um etwa 42% der ursprünglichen wächst (siehe die nachstehende Tabelle).

	Ungeglüht		Geglüht	
	Dicke	Länge	Dicke	Länge
Geodia. Stumpfspitzer	0,040 mm	—	0,064 mm	—
»	0,056 »	—	0,076 »	—
» (Stück)	— »	1,72	— »	1,72
Ankernadel	0,058 »	—	0,076 »	—
» (oberes Stück)	0,036 »	1,13	0,054 »	1,17

Eine größere Menge der schwach geglühten Nadeln erscheint keineswegs rein weiß, sondern deutlich grau; es ist sehr langes und starkes Glühen, womöglich in fein pulverisirtem Zustand, erforderlich, um ein rein weißes Präparat zu erhalten. Dieser graue Ton nach dem Glühen rührt sicher von verkohlter organischer Substanz her.

Damit hat jedoch die durch schwaches Glühen bewirkte Undurchsichtigkeit der Nadeln, resp. ihre mehr oder weniger tiefe Braunfärbung im durchfallenden Licht, durchaus nichts zu thun, sondern diese Erscheinung rührt ausschließlich daher, dass die Nadelsubstanz jetzt durch und durch von feinen gaserfüllten Hohlräumchen durchsetzt ist.

Bei *Geodia*, zu deren Betrachtung wir uns zunächst wenden, treten, wie bemerkt, an den schwach geglühten Nadeln meist keinerlei Deformationen auf. Wie schon KÖLLIKER (1864, p. 60) beobachtete, bleibt in der Regel eine äußerste, dünne Lage der Nadelsubstanz durchsichtig homogen; die Untersuchung ergiebt darin keinerlei sichtbare Struktur. An zertrümmerten Nadeln zeigt sich hier und da sicher, dass auch um den Achsenkanal eine ähnliche dünne unstrukturirte Schicht vorhanden sein kann. Hiermit steht wohl im Zusammenhang, dass sehr dünn auslaufende Enden von

Nadeln und sehr dünne Nadeln überhaupt durch Glühen wenig verändert werden. Der Achsenfaden wird beim Glühen verkohlt und erscheint nun als schwarzbrauner bis ganz schwarz undurchsichtiger Strang, was die früheren Beobachter schon feststellten. Doch ist dies bei *Tethya* viel besser nachzuweisen, deren Achsenfäden viel dicker sind als die der *Geodia*-Nadeln.

Um die durch das Glühen hervorgerufenen Strukturerscheinungen der Nadelsubstanz genauer zu studiren, zertrümmert man am geeignetsten einige Nadeln in Kanadabalsam durch den Druck eines Deckglases oder Objektträgers zu feinen bis gröberen Fragmenten, da die ganzen Nadeln für das genaue Studium der Struktur zu undurchsichtig sind. Auf diese Weise erhält man Fragmente verschiedenster Dicke, bis zur größten Feinheit herab, und sogar solche, die in den verschiedensten Richtungen aus den Nadeln herausgebrochen sind, darunter Querbrüche oder Querschnitte, Längsschnitte und namentlich auch häufig abgeblätterte feinste Partien der Schichten, welche für das Studium der feinen Strukturen in der Flächenansicht besonders geeignet sind. Dabei hat man nicht zu befürchten, dass die Struktur durch eventuelles Eindringen des Balsams weniger deutlich werde. Das ist durchaus nicht der Fall, vielmehr bleibt die Gaserfüllung auch in den feinsten und dünnsten Fragmenten unverändert erhalten, zum Beweis, dass keinerlei Eindringen des Balsams in die Hohlräumchen eintritt.

Wie die früheren Beobachter schon erkannten, wird die Schichtung durch schwaches Glühen verdeutlicht, was sich aus den gleich zu schildernden Strukturerscheinungen erklärt.

In Folge des Glühens treten in der Kieselsubstanz, mit Ausnahme der schon oben erwähnten Partien, dichtest gedrängt eine Unmenge feinster Hohlräumchen auf, so dass die Struktur der Substanz jetzt eine durch und durch feinwabige ist. Das Nichteindringen von Flüssigkeit beweist ferner mit aller Bestimmtheit, dass es sich um wirklich abgeschlossene Hohlräumchen handeln muss. Am klarsten sichtbar ist die feinwabige Struktur natürlich an ganz dünnen Fragmenten abgeblätterter Schichten, die in Flächenansicht betrachtet werden und nur aus einer einzigen Lage von Hohlräumchen oder Waben bestehen. Recht klare Bilder dieser Art zeigen die Photographien Fig. 8 (Vergr. 3200) und 10 (Vergr. 4300) auf Taf. XIX; es liegt hier ein recht gleichmäßiges feines Wabenwerk vor, dessen Regelmäßigkeit kaum durch eingestreute größere Hohlräumchen gestört wird. Der Durchmesser der feinsten Wabenräumchen berechnet sich auf ca. 0,6 μ. Gleichzeitig ist auf der Photographie des größeren Fragmentes (Fig. 8, Taf. XIX) noch ein sehr interessantes Verhalten nachzuweisen. Die Hohlräumchen gruppiren sich nämlich an einigen Stellen (*a*) ziemlich deutlich koncentrisch um einen Mittelpunkt, d. h. sie nehmen den Charakter sphärokrystallinischer Bildungen an. Diese, mir erst verhältnismäßig spät aufgefallene Erscheinung ist nicht ohne Interesse, in so fern ich auch bei den künstlich dargestellten Kieselgallerten nachzuweisen vermochte, dass durch Glühen eine entsprechende Änderung in der Struktur bewirkt wird (s. 1900). Auch bei diesen entstehen mehr oder weniger zahlreiche Sphärolithe, von denen vor dem Glühen nichts zu beobachten war. Ich werde weiter unten auf die Ähnlichkeit der Veränderungen, welche die künstlichen und natürlichen Kieselgallerten sowie die Kieselnadeln der Spongien beim Glühen erfahren, noch etwas näher eingehen.

Fragmente, die in radiärer Richtung aus der geglühten Schwammnadel herausgebrochen sind, zeigen in der Regel eine schöne Längsreihung der Waben, entsprechend der Schichtung. Es ergiebt sich so, dass im Allgemeinen jede der feinen Schichten durch das Glühen zu einer einzigen Wabenschicht umgestaltet wird, ein Verhalten, welches sich jedoch sowohl aus dem der Fig. 7, Taf. XIX schon erschließen ließ, als auch daraus, dass man so häufig dünne abgeblätterte Fragmente von Schichten findet, die nur eine einzige Wabenlage dick sind. Auf Fig. 9 (Taf. XIX, Vergr. 4300) ist ein sehr kleines und dünnes Fragment abgebildet, das zweifellos in annähernd radiärer Richtung aus einer Nadel herausgebrochen ist, und welches die längsgerichtete, mit der Schichtung zusammenhängende Wabenreihung sehr deutlich zeigt.

Hier und da gelingt es auch unter den zertrümmerten Fragmenten Querbruchstücke zu finden, welche die Struktur und ihre Beziehung zu dem Schichtenbau gleichfalls schön zeigen. Ein gutes Fragment dieser Art stellt Photographie Fig. 2 (Taf. XX) dar. Der Achsenkanal (*a*) ist deutlich zu erkennen und leer. Der Wabenbau ist entschieden etwas unregelmäßiger als auf den früher besprochenen Fragmenten, indem sich hier und da ein wenig größere Hohlräumchen gebildet haben, welche die ursprünglich jedenfalls vorhanden gewesene Regelmäßigkeit stören. Das Verhalten der *Tethya*-Nadeln beim Glühen wird das Auftreten solcher Unregelmäßigkeiten weiter erläutern.

Schon oben wurde betont, dass verdünnter oder dickerer

Kanadabalsam nicht in die Hohlräumchen der Kieselsubstanz eindringt. Die weitere Untersuchung ergab, dass dies auch für alle anderen versuchten Flüssigkeiten gilt. Weder Wasser noch Alkohol, Xylol und Terpentinöl drangen ein; selbst viele Stunden lang fortgesetztes Kochen mit Xylol oder Terpentinöl ergab nicht die geringste Veränderung der Nadeln, sie blieben so weiß und undurchsichtig wie zuvor und haben sich, seit einem Jahr in Terpentinöl aufbewahrt, nicht im geringsten aufgehellt. Im Allgemeinen steht diese Erfahrung in Einklang mit Kölliker's Beobachtungen, doch bemerkt er: »wenigstens bei gewissen Gattungen lasse sich die Luft« (im Inneren der geglühten Nadeln) »durch Kochen in Terpentinöl austreiben«. Bei *Geodia* ist dies, wie gesagt, nicht der Fall, und ich möchte fast vermuthen, dass es überhaupt nur bei sehr stark und anhaltend geglühten und daher viel mehr veränderten Nadeln gewisser Arten der Fall sein mag.

Dass nämlich die Nadeln mancher Kieselschwämme durch starkes Glühen viel energischer verändert werden, zeigen die Erfahrungen bei *Tethya*. Schon bei mäßigem Erhitzen der Nadeln tritt eine sehr starke Bräunung bis Verkohlung des meist sehr dicken Achsenfadens ein, welcher dann als dunkelbrauner bis ganz undurchsichtiger Faden sehr deutlich hervortritt (s. die Photographien Taf. XX, Figg. 7 und 8). Dabei kann solch' mäßig erhitzten Nadeln eine Veränderung der Kieselsubstanz ganz fehlen, abgesehen davon, dass die Schichtung in der Regel viel deutlicher geworden ist. Zuweilen tritt aber ein feiner Wabenbau in den innersten, den Achsenfaden direkt umgebenden Schichten deutlich hervor, wie die Photographien Figg. 7 und 8 Taf. XX (Vergr. 1730) zeigen. Einzelne solch' schwach geglühte Nadeln sind jedoch auch ganz undurchsichtig geworden, hier und da blasig, indem sich zerstreute ansehnlichere Gasblasen entwickelt haben; auch die Oberfläche ist zuweilen mehr oder weniger mit solch' blasigen Erhebungen bedeckt. An den stark geglühten Nadeln der *Tethya* gehen diese Veränderungen viel weiter. Häufig hebt sich die äußere Lage der Kieselsubstanz auf große Strecken weit von der inneren Partie ab, indem sich zwischen beiden ein gaserfüllter weiter Raum bildet. Dabei zeigt der abgehobene Mantel die verschiedenartigsten Unregelmäßigkeiten, Auftreibungen, Einschnürungen und dergleichen mehr. Fig. 29 auf Taf. XXI giebt die Skizze des stumpfen Endes einer langen Stabnadel mit weit abgehobener äußerer Schicht wieder, während die innere Partie mit dem verkohlten Achsenfaden (*af*) hier wenig verändert ist. Die Kieselsubstanz dieser stark geglühten Nadeln ist ebenfalls durchaus mit gaserfüllten Hohlräumchen durchsetzt, wie es die abgehobene Mantelschicht der Fig. 29, Taf. XXI zeigt. Dagegen ist ein so gleichmäßiges feines Wabenwerk, wie es bei *Geodia* und den schwach geglühten Nadeln von *Tethya* beobachtet wurde, hier seltener. Die Erfüllung durch die Hohlräumchen macht mehr den Eindruck einer emulsiven Bildung; die Hohlräumchen sind viel unregelmäßiger in ihren Größenverhältnissen, kleinere und größere, bis recht ansehnliche, sind unregelmäßig vermischt; auch sind die einzelnen Räumchen selbst häufig recht unregelmäßig gestaltet. Der mehr emulsive Charakter zeigt sich jedoch namentlich dadurch, dass die Hohlräumchen weniger dicht gedrängt sind, die Zwischensubstanz zwischen ihnen reichlicher vorhanden ist. Doch fehlen auch Stellen nicht, wo die Kieselsubstanz eben so feinwabig strukturirt ist als bei *Geodia*. Im Allgemeinen gilt auch für die geglühten *Tethya*-Nadeln, dass Kanadabalsam und andere Flüssigkeiten nicht in die gaserfüllten Hohlräumchen eindringen. Bei den stark geglühten Nadeln ist dies aber nicht stets der Fall; in größere blasige Räume, welche durch Abhebung der äußeren Mantelschicht entstanden, ist der Balsam zum Theil sicher eingedrungen; dies weist darauf hin, dass wohl Eröffnungen dieser Hohlräumchen durch feine Sprünge oder Lückenbildungen entstanden sind.

Die geschilderten Veränderungen der stark geglühten Nadeln von *Tethya* erwecken die Vermuthung, dass beim Glühen eine gewisse Erweichung der Kieselsubstanz eintreten muss; wenigstens ist es schwer vorstellbar, dass solche Auftreibungen, wie sie Fig. 29, Taf. XXI zeigt, ohne Zerreißen oder Zerspringen der Mantelschicht entstehen könnten, wenn nicht eine gewisse Plasticität der Kieselsubstanz beim Glühen einträte; dazu gesellt sich die Wahrnehmung, dass man häufig Hohlräumchen beobachtet, die wie aus mehreren zusammengeflossen erscheinen. Diese Erfahrungen lassen mich vermuthen, dass die Veränderungen der *Tethya*-Nadeln bei starkem Glühen daher rühren, dass die ursprüngliche, sehr feine Wabenstruktur, die auch hier wie bei *Geodia* zuerst auftritt, durch Zerreißen der Wände benachbarter Räumchen allmählich zerstört wird. Auf diese Weise bilden sich größere unregelmäßigere Räumchen und der Charakter der Struktur wird mehr emulsiv als wabig. Die blasigen Abhebungen der äußeren Mantelschicht, die sich zuweilen auch an inneren Schichten wiederholen, dürften auf das Zerreißen ganzer Wabenschichten zurückzuführen sein, wodurch sich größere gaserfüllte Räume bilden. Die gesammte Erscheinung erinnert in vieler

Hinsicht an die Zerstörung feiner mikroskopischer Schaumwerke, wie sie bei Erweichung und Verflüssigung der Gerüstsubstanz eintritt.

M. SCHULTZE und KÖLLIKER suchten die Veränderung der Kieselnadeln beim Glühen theils von dem Gehalt der Kieselsubstanz an organischer Substanz, theils von dem Wassergehalt derselben abzuleiten. Beides kommt bei der Bildung der gaserfüllten Räumchen sicher in Betracht. Doch scheint mir nicht fraglich, dass die Erscheinung in erster Linie auf den Wassergehalt zurückgeführt werden muss. Jedenfalls würde derselbe allein genügend erscheinen, um die Vorgänge zu verstehen. Über den Wassergehalt der lufttrockenen Kieselnadeln hat namentlich SOLLAS bei den Tetractinelliden (1888) eine Anzahl sorgfältiger Bestimmungen ausgeführt, während ihn zuvor schon SCHULZE (1887, p. 28) in einem Fall zu 7,16 % ermittelt hatte[1]. SOLLAS isolirte die Nadeln durch Kochen mit rauchender Salpetersäure, entfernte dann sorgfältig, wenn nöthig, Verunreinigungen und pulverisirte die ganz gereinigten trockenen Nadeln im Agatmörser. Hierauf wurde das Pulver nochmals mit rauchender Salpetersäure gekocht, um den Achsenfaden möglichst zu zerstören. Endlich wurde bei 98° getrocknet. Bei schwacher Rothgluth (über einer Bunsenflamme) ließ sich etwa $^2/_3$ des Wassers austreiben; zur völligen Entfernung des Wassers wurde 5—10 Minuten so stark wie möglich über einem »Herapath« geglüht. Der bei sieben Arten auf diese Weise bestimmte Wassergehalt schwankte zwischen 6,1 und 7,34 %.

An den mit koncentrirter Schwefelsäure und Chromsäure isolirten und ganz reinen Nadeln von *Geodia placenta*, die bei 40° getrocknet waren, habe ich selbst zwei Bestimmungen ausgeführt. In nicht pulverisirtem Zustand verloren dieselben bei 110° 2,16 %, darauf über einem dreifachen Bunsenbrenner $^1/_2{}^h$ stark geglüht noch 3,77 %, insgesammt also 5,93 %. Pulverisirt und 10 Minuten stark geglüht betrug der Verlust dagegen 6,78 %. Dabei ist jedoch die organische Substanz des Achsenfadens, der bei diesen Nadeln nicht überall zerstört war, unberücksichtigt gelassen, und der eigentliche Wassergehalt daher jedenfalls ein wenig niedriger. Es schien mir von Interesse, eine vollständige Analyse der Nadeln vornehmen zu lassen, da ich wenigstens in zoologischen Werken eine solche nicht angetroffen habe. Auf mein Ersuchen ließ Herr Professor JANNASCH in dankenswerther Weise zwei Analysen nach der Borsäuremethode im hiesigen Universitätslaboratorium ausführen. Dabei lag ebenfalls sehr reines, mit koncentrirter Schwefelsäure und Chromsäure gereinigtes Material, das ich dargestellt hatte, zu Grunde. Das Wasser wurde durch Zusammenschmelzen der Substanz im Glasrohr mit einem Gemisch von doppelchromsaurem Kali und Quarzpulver (4 : 1) bestimmt, im Chlorcalciumrohr aufgefangen und gewogen. Gleichzeitig wurde dabei auch auf Kohlensäure geachtet, jedoch keine gefunden; eben so wenig ließen sich Kohlenstoff und Stickstoff qualitativ nachweisen. Die Analysen ergaben folgende Resultate:

---

[1] Spicula von *Poliopogon amadon* bei 105° getrocknet (Bestimmung von MALY, ohne Angabe über die Art der Ausführung).

		I	II
SiO_2	=	92,55 %	92,31 %
MgO	=	0,19 »	0,14 »
K_2O	=	0,65 »	0,62 »
Na_2O	=	0,82 »	0,80 »
H_2O	=	5,96 »	5,98 »
		100,17 %	99,85 %

Thonerde, Eisen und Kalk waren in Spuren nachweisbar. Was bei diesen beiden Analysen vor Allem auffällt, ist die Nichtnachweisbarkeit sicherer Mengen organischer Substanz. Ich habe daher nachträglich das in ansehnlicher Menge vorhandene Nadelmaterial, mit dem die beiden Analysen ausgeführt waren, geprüft und gefunden, dass bei Behandlung mit schwacher Flusssäure zahlreiche Achsenfäden zurückbleiben, dass also sicher noch organische Substanz vorhanden ist. Jedenfalls muss jedoch ihr Gesammtbetrag gegenüber der Menge der anorganischen Substanzen so unerheblich sein, dass sie nicht oder kaum bestimmbar erscheint. Bei Kieselnadeln mit relativ dickeren Achsenfäden, z. B. denen der *Tethya*, wird es leichter sein, die Menge und eventuell auch die Zusammensetzung der organischen Substanz festzustellen.

Wegen der Differenz des von mir ermittelten Glühverlustes der pulverisirten Nadeln (6,78 %) mit dem durch direkte Bestimmung gefundenen Wassergehalt der beiden Analysen, habe ich mit dem Material nochmals eine Bestimmung vorgenommen. Dieselbe ergab bei vierstündigem Erhitzen des lufttrockenen, feinpulverisirten Materials bei 110° einen Verlust von a. 3,27 %, b. 2,99 %, darauf $^3/_4{}^h$ heftig geglüht, gingen weiter a = 4,18 %, b = 3,89 % verloren, insgesammt also a = 7,45 %, b = 6,88 %. Feinpulverisirtes Material, das zuvor mit rauchender Salpetersäure gekocht, darauf ausgewaschen, auf dem Wasserbad getrocknet und $^3/_4{}^h$ heftig geglüht war, ergab einen Glühverlust von 6,17 % (bei 110° hatte es 2,02 % verloren). Berechnet man den Glühverlust, den das bei 110° getrocknete Material erleidet, so ergiebt sich für die beiden nicht mit Salpetersäure behandelten Proben a = 4,43 %, b = 4,03 %, für die mit Salpetersäure gekochte dagegen 4,24 %. Hieraus folgt, dass der quantitative Betrag an organischer Substanz, vorausgesetzt, dass er durch die Salpetersäure wirklich völlig zerstört wurde, jedenfalls sehr geringfügig sein muss.

Aus dem Angeführten geht hervor, dass der Wassergehalt der Nadeln relativ ansehnlich, der Gehalt an organischer Substanz dagegen jedenfalls sehr gering ist. Ob sich, abgesehen von dem Achsenfaden, in der eigentlichen Kieselsubstanz etwas organische Substanz findet, soll weiter unten genauer erörtert werden. Dass die Nadeln, deren Achsenfäden nicht zerstört waren, beim Glühen grau werden und auch feinpulverisirtes Material sehr stark und lang geglüht werden muss, um rein weiß zu werden, kann ja allein von der organischen Substanz der Achsenfäden herrühren. Das mit koncentrirter Schwefel- und etwas Chromsäure gekochte Material wurde beim Glühen viel weniger grau, jedenfalls war hier die Zerstörung der organischen Substanz, insbesondere die der Achsenfäden, weiter gegangen, doch keineswegs vollständig, wie schon oben betont wurde.

Aus den geschilderten Verhältnissen scheint nun ziemlich sicher zu folgen, dass das Hervortreten der feinwabigen Struktur beim Glühen vor Allem auf dem Verdampfen des Wassers beruhen muss. Wie oben betont wurde, werden die Nadeln dabei beträchtlich dicker, während ihre Länge sich nicht merklich ändert. Diese Erscheinung erinnert an das Verhalten geschichteter quellbarer Körper beim Aufquellen, indem dabei in der Regel die Zunahme in der Dickenrichtung der Schichten viel größer ist als in der Fläche, ja es kann unter Umständen sogar eine Zusammenziehung in der Fläche eintreten (s. hierüber Bütschli, 1896, p. 12 ff. und 1898, p. 176—178).

Meine Meinung ist nun folgende. Das Auftreten der feinwabigen Struktur beruht darauf, dass eine solche auch schon in der nicht geglühten Nadel besteht, jedoch zu fein, um mikroskopisch sichtbar zu sein. Beim Glühen tritt eine Verdampfung des in den Wabenhohlräumchen eingeschlossenen Wassers ein und damit eine Erweiterung derselben bis zur Sichtbarkeit. Für diese Ansicht spricht vor Allem die Beobachtung, dass wenigstens in einem Fall auch eine nicht geglühte Nadel (s. Fig. 7, Taf. XIX) den wabigen Bau der Schichten deutlich zeigte. Aber auch der Schichtenbau überhaupt spricht sehr für diese Auffassung, da ich bei ähnlich geschichteten kolloidalen Körpern vielfach nachweisen konnte, dass die Schichtung von einer schichtweisen

Anordnung von Hohlräumchen oder Waben herrührt, und dass die etwas verschiedene Lichtbrechung der alternirenden Schichten auf dem etwas wechselnden Gehalt derselben an Hohlräumchen und fester Substanz beruht. Schon diese Erfahrung macht es in der That sehr wahrscheinlich, dass auch bei der kolloidalen Kieselsäure der Schwammnadeln die Schichtung durch entsprechende Verhältnisse bedingt sein muss. Dass es vor Allem oder ausschließlich der Wassergehalt der Hohlräumchen sein muss, welcher die wabige Struktur der geglühten Nadeln hervorruft, folgt auch aus dem ganz analogen Verhalten der später genauer zu besprechenden Kalknadeln. Diese enthalten sicher keinen Achsenfaden und nur sehr wenig, wenn überhaupt, organische Substanz. Dennoch zeigen auch sie nach vorsichtigem Erhitzen den feinen Wabenbau durch und durch in ganz vollendeter Schönheit. Hier muss es sich demnach im Wesentlichen um eine durch den Wasserverlust hervorgerufene Erscheinung handeln.

Für einen ursprünglichen, schon vor dem Glühen bestehenden Wabenbau der Kieselnadeln sprechen nun besonders auch meine Untersuchungen über die kolloidalen künstlichen und natürlichen Kieselgallerten. Bei den künstlich hergestellten sowohl, als bei dem Tabaschir, Hydrophan, Halbopal und Edelopal ließ sich der feinwabige Bau überall sicher erweisen. Bei den genannten Opalen ist er stets verbunden mit einer sehr ausgesprochenen sphärolithischen Struktur, wie wir sie in Andeutung auch bei den geglühten Nadeln von *Geodia* auftreten sahen. Die Kieselsubstanz der Schwammnadeln nähert sich auch in so fern der der eigentlichen Opale, als sie jedenfalls von Wasser nicht durchdrungen wird, während dies für die der künstlichen Kieselgallerte, des Tabaschirs und des Hydrophans in hohem Grade gilt. Damit stimmt überein, dass das specifische Gewicht der Kieselnadeln dem der Opale nahezu entspricht. Bei letzteren ist nun die wabige Struktur gewöhnlich ohne Weiteres an dünnen Fragmenten oder Schliffen klar zu erkennen, woraus folgt, dass die Wabenräumchen großentheils mit Gas oder Luft gefüllt sein müssen. Dies lehrt auch der niedere Wassergehalt, der ähnlich wie bei den Kieselnadeln in der Regel nur einige Procente beträgt. Wären die Hohlräumchen des Wabenwerks der Opale mit Wasser erfüllt, so müssten sie im Minimum etwa 40—50 % H_2O enthalten, wahrscheinlich jedoch bedeutend mehr. Dies folgt sicher aus dem Verhalten des Tabaschirs und der künstlichen Kieselgallerte, die bis 100 % und mehr Wasser im imbibirten Zustand einschließen.

Aus diesen Betrachtungen ergiebt sich denn wohl mit Sicherheit, dass die Hohlräumchen der Kieselspicula (den feinwabigen Bau auch im nicht geglühten Zustand vorausgesetzt) ebenfalls nicht wassererfüllt sein können. Auch bei ihnen müssen die Räumchen in der Hauptsache gaserfüllt sein, da der Gesammtwassergehalt viel zu gering ist, für eine völlige Ausfüllung der Wabenräumchen mit Wasser. Etwas Wasser werden die Räumchen dennoch als Wandbelag enthalten, da es nach den Untersuchungen J. M. van Bemmelen's sehr unwahrscheinlich ist, dass das Wasser in Hydratform mit der Kieselsäure der Kieselgallerten vereinigt ist, vielmehr alle Erfahrungen dafür sprechen, dass es sich nur absorbirt oder adsorbirt findet. Dass nun, trotz der vorauszusetzenden Gasanfüllung der Hohlräumchen im nicht geglühten Zustand, mikroskopisch in der Regel gar nichts von ihnen zu erkennen ist, erscheint nicht seltsam, da ganz dasselbe für die künstliche Kieselgallerte und den Tabaschir im lufttrockenen Zustand gilt, obgleich auch die Hohlräumchen des letzteren dann lufterfüllt sind.

Ich habe gezeigt, dass in diesem Fall die Unsichtbarkeit der Struktur daher rührt, dass die Wände der Räumchen zu dünn sein müssen, um mikroskopisch gesehen zu werden. Unter gewissen Bedingungen dagegen, d. h. wenn man die Wände durch Öl oder andere Flüssigkeiten künstlich verdickt (s. oben p. 238), tritt die Struktur sehr deutlich hervor. Letztere Thatsache ergiebt jedoch einige weitere Fingerzeige für die Beurtheilung der ursprünglichen Struktur der nicht geglühten Schwammnadeln. Der Versuch, deren Struktur auf demselben Wege wie bei Tabaschir und der künstlichen Kieselgallerte sichtbar zu machen, hatte, wie schon oben hervorgehoben, kein Resultat, da Flüssigkeiten in die Kieselsubstanz nicht eindringen.

Ganz eben so wie bei der künstlichen Kieselgallerte und dem Tabaschir können sich jedoch die Hohlräumchen der Schwammnadeln nicht verhalten, da sie beim Glühen so deutlich werden. Beruhte die Nichtsichtbarkeit der Struktur wie bei Tabaschir und den künstlichen Gallerten auf der Dünne der Wände der Hohlräumchen, so könnte durch Glühen und Verdampfen des Wassers, unter Erweiterung der Hohlräumchen, die Struktur nicht sichtbar werden; denn die Vergrößerung der Hohlräumchen würde die Wände ausdehnen und daher nur noch mehr verdünnen, die Struktur müsste dann noch weniger sichtbar sein als zuvor. Um das Hervortreten der Struktur beim Glühen zu erklären, müssten wir daher annehmen, dass die theils von Gas, theils von Wasser erfüllten Hohlräumchen zu klein sind, um mikroskopisch wahrgenommen zu werden, ihre Wände dagegen relativ so dick, dass sie auch noch nach der beim Glühen bewirkten Eweiterung der Räumchen hinreichende Dicke besitzen, um mikroskopisch gesehen zu werden. Ob diese Erklärung jedoch völlig zutrifft, scheint mir etwas zweifelhaft aus dem Grunde, weil auch die künstlichen Kieselgallerten, sowie Tabaschir und Edelopal, nach meinen Erfahrungen beim Glühen sich ähnlich verhalten wie die Schwammnadeln. Die Verfolgung der Veränderungen, welche die ersteren beim Glühen erleiden, ergab nämlich (s. 1900, p. 335–343 und p. 331), dass die Hohlräumchenstruktur dabei viel gröber und deutlicher wird, d. h., dass sowohl die Hohlräumchen größer, als ihre Wände dicker werden. Bei den künstlichen Kieselgallerten tritt dies ja in so fern am klarsten hervor, als sie nach anhaltendem Glühen ohne Weiteres eine deutliche Struktur zeigen, während sie vor dem Glühen davon gar nichts erkennen ließen. Dabei zeigt sich auch an den stärker geglühten Kieselgallerten eine ganz ausgesprochene Neigung zur Ausbildung einer sphärolithischen Struktur, wie wir es ähnlich, wenn auch viel weniger ausgesprochen, bei den Kieselnadeln fanden.

Diese Erfahrungen weisen nun darauf hin, dass auch beim Glühen der Kieselnadeln vermuthlich tiefere Veränderungen der ursprünglichen Struktur eintreten als eine einfache Erweiterung der ursprünglichen Hohlräumchen. Die Analogie mit dem Verhalten der Kieselgallerte und dem Edelopal macht es vielmehr sehr wahrscheinlich, dass die ursprünglich so feine und desshalb unsichtbare Wabenstruktur dadurch in eine sichtbare umgewandelt wird, dass die Räumchen beim Glühen sich zu größeren vereinigen unter gleichzeitiger Verdickung der Wände. Diese Auffassung findet auch in dem Verhalten der *Tethya*-Nadeln bei starkem Glühen eine Stütze, denn, wie wir sahen, macht dasselbe ganz den Eindruck einer fortgesetzten Vereinigung ursprünglich kleinerer Hohlräumchen zu größeren und schließlich zu ansehnlichen blasigen Räumen.

Wie ich schon für die Kieselgallerte betonte, lässt sich eine solche Umwandlung der ursprünglichen Struktur nicht wohl verstehen ohne die Annahme, dass beim Glühen eine gewisse Erweichung der festen Kieselgerüstsubstanz eintrete, eine Vermuthung, auf die uns ja auch schon die Verfolgung der beim starken Glühen der *Tethya*-Nadeln auftretenden Veränderungen (s. oben p. 244) direkt hinwies.

Obgleich ich vollkommen einsehe, dass die durch Glühen bewirkten Veränderungen der Kieselnadeln in vieler Hinsicht noch genauerer Erforschung bedürfen, so scheint mir einstweilen die im Vorhergehenden entwickelte Auffassung doch als diejenige, welche mit den an den Kieselnadeln und den Kieselgallerten beobachteten Thatsachen am besten harmonirt.

B. Achsenfäden.

Bei den Studien über die Kieselsubstanz der Nadeln von *Geodia* und *Tethya* nahm der Achsenfaden meine Aufmerksamkeit vielfach in Anspruch, wesshalb ich mich entschloss, die gelegentlichen Erfahrungen durch einige systematische Beobachtungen zu ergänzen und zu erweitern. Hierzu eignen sich ja gerade die langen Stabnadeln dieser Tetractinelliden sehr, da namentlich der Achsenfaden von *Tethya* sehr dick ist, wogegen der von *Geodia* meist geringere Dimensionen besitzt.

Sowohl in den in Wasser aus den Schwammstücken durch Zerzupfen isolirten Nadeln, als in den auf verschiedene Weise durch Salzsäure, Magensaft, koncentrirte Schwefelsäure, ja durch Kochen mit koncentrirter Schwefelsäure und Chromsäure isolirten Nadeln lässt sich der Achsenfaden intakter Nadeln stets gut erkennen. Hieraus folgt, dass die zum Isoliren verwendeten, zum Theil auf organische Substanzen sehr zerstörend einwirkenden Flüssigkeiten die Kieselsubstanz nicht durchdringen, dass diese vielmehr dem in ihr eingeschlossenen Faden einen fast absoluten Schutz gegen die Einwirkung sie nicht angreifender Flüssigkeiten gewährt.

Das Gleiche lehren im Allgemeinen auch die Versuche mit färbenden Flüssigkeiten; auch diese üben auf die Achsenfäden intakter Nadeln mit beiderseits geschlossenen Enden, also auf Achsenfäden, die ganz von Kieselsubstanz umschlossen sind, keinerlei Einfluss aus; mir ist wenigstens kein sicherer Fall vorgekommen, dass ein derartig abgeschlossener Faden sich gefärbt hätte. Anders liegt dies für zerbrochene oder absichtlich fein fragmentirte Nadeln; obgleich wir weiter unten finden werden, dass auch in diesem Fall die Widerstandsfähigkeit der Fäden noch sehr erheblich ist.

Zunächst fällt auf, dass die Substanz des Achsenfadens das Licht stärker bricht als die Kieselsubstanz, wie sich fast stets leicht daran erkennen lässt, dass die Fäden bei hoher Einstellung hell, bei tiefer dunkel erscheinen; auf Querschnitten der Nadeln tritt dies besonders deutlich hervor, ist jedoch auch an den intakten Nadeln fast stets gut zu erkennen. Sehr häufig trifft man unter den isolirten Nadeln bekanntlich auch solche, deren Achsenfaden nur theilweise erhalten ist, während im übrigen Theil der Nadel nur der von Luft oder Zusatzflüssigkeit erfüllte Achsenkanal vorliegt. Werden die

Präparate in Kanadabalsam aufgestellt, so lässt sich der Mangel des Achsenfadens und sein Ersatz durch Kanadabalsam häufig schwer erkennen, da ja auch der Balsam etwas stärker bricht als die Kieselsubstanz. An ganz intakten, beiderseits geschlossenen Nadeln habe ich eine theilweise oder gänzliche Zerstörung des Fadens nie beobachtet; wenn ein theilweis leerer Achsenkanal vorlag, handelte es sich stets um einseitig geöffnete oder zerbrochene Nadeln. Der theilweise oder unter Umständen gänzliche Mangel des Fadens kann in diesen Fällen verschiedene Ursachen haben. Bei der Isolirung der Nadeln aus den strahligen Zügen der Marksubstanz von *Tethya* durch Zerzupfen begegnete ich mehrfach zerbrochenen Nadeln, deren Centralfaden auf eine verschieden lange Strecke frei aus dem Bruchende hervorragte (s. Taf. XXI, Fig. 4). Hieraus folgt, dass der Faden beim Zerbrechen der Nadeln zuweilen auf eine Strecke weit aus einem der Bruchstücke herausgerissen wird. Auch innerhalb einer Nadel kann der Faden zuweilen zerreißen, wahrscheinlich unter ähnlichen Bedingungen, wie Fig. 12, Taf. XXI zeigt. Bei Anwendung stark zerstörender Isolirungsflüssigkeiten, wie koncentrirte Schwefelsäure, oder diese nebst Chromsäure, rührt der theilweise Mangel der Achsenfäden auch von theilweiser Zerstörung her, die von den natürlich oder durch Bruch künstlich geöffneten Enden ausgeht. Darüber wird später noch eingehender zu handeln sein.

So weit ich zu urtheilen vermag, ist der Achsenfaden fest und spröde. Dies ergiebt sich aus den zackigen und scharfen Bruchrändern, denen man an fein zertrümmerten Nadeln zuweilen begegnet. Fig. 14, Taf. XXI zeigt ein Bruchstück einer zerriebenen Nadel von *Tethya*; der Achsenkanal ist der Länge nach gespalten und Reste des zertrümmerten Achsenfadens sind erhalten und mit MILLON's Reagens roth gefärbt. Die scharfen zackigen Brüche, sowie die offenbar stattgefundene Zersplitterung des Achsenfadens weisen auf seine Festigkeit und Sprödigkeit hin.

Eigenthümlich ist das Querschnittsbild des Fadens, das bei beiden Tetractinelliden stets deutlich dreieckig erscheint, gleichgültig ob der äußere Umriss des Nadelquerschnitts selbst etwas dreiseitig oder ganz kreisrund ist. Vielfach ist jedoch auf den Nadelquerschnitten zu erkennen, dass der Querschnitt des Achsenfadens sechseckig erscheint, indem die Ecken des dreiseitigen Umrisses regelmäßig abgestumpft sind (s. Photographie Fig. 4, Taf. XX und Figg. 17 und 19, Taf. XXI). Ob diese Sechseckigkeit durchgehend herrscht, ist nicht ganz leicht festzustellen, scheint mir jedoch wahrscheinlich. Die dreiseitige oder dreikantige Bildung des Achsenfadens lässt sich häufig auch an den intakten Nadeln oder an isolirten Achsenfäden erkennen, indem nämlich auf dem Faden eine Kante herabzieht, gemäß dem dreikantigen Bau (s. die Figg. 4, 13, 18, Taf. XXI). Fig. 6, Taf. XXI zeigt einen isolirten, durch schwache Quellung in Sodalösung etwas aufgeknäuelten Faden, der die dreiseitige Beschaffenheit auf dem optischen Querschnitt ebenfalls erkennen lässt.

Entsprechend der dreiseitigen Bildung des Achsenfadens ist auch der Querschnitt dünnerer Nadeln, und der der jugendlichen Nadeln wohl allgemein, deutlich dreiseitig mit stark abgerundeten Kanten (Fig. 3, Taf. XX; Fig. 17, Taf. XXI). An den dickerwerdenden Spicula verliert sich die Dreiseitigkeit immer mehr, je stärker sie werden, so dass sie endlich einen kreisrunden Querschnittsumriss erhalten (s. Fig. 4, Taf. XX; Fig. 19, Taf. XXI). Bei den Vierstrahlern von *Geodia Barettii* hat schon Bowerbank auf Taf. XXIII, Fig. 4 den dreiseitigen Querschnitt der Nadel, der sich hier vielleicht dauernd erhält, abgebildet. Bei *Tethya*, wo sich keine Vierstrahler finden, besitzen die Querschnitte der Achsenfäden doch stets die dreiseitige Form. Dass die Lage der drei Ankerarme der Vierstrahler der Tetractinelliden mit den drei Kanten des Achsenfadens zusammenfällt, ist wohl sicher.

Über die sonstigen Formverhältnisse der Achsenfäden mögen hier nur einige kurze Bemerkungen folgen, da ich nicht beabsichtigte, diese Verhältnisse eingehender zu untersuchen. Bei *Geodia* fallen namentlich die sehr häufigen und sich vielfach wiederholenden Einschnürungen sowie die dadurch bewirkte Gliederung im Verlaufe der Fäden auf. Diese Erscheinung tritt besonders gegen die Enden der Fäden auf, welche bei häufiger Wiederholung der Einschnürungen geradezu perlschnurartig werden können. Doch fehlen die Einschnürungen auch im sonstigen Verlaufe der Fäden nicht, sind jedoch hier gewöhnlich spärlicher, und treten daher weniger hervor. Statt ins Einzelne gehender Beschreibung verweise ich auf die Figuren isolirter Fäden von *Geodia*, die auf Taf. XXI, Figg. 7 und 18 dargestellt sind, und diese Beschaffenheit gut zeigen. Fig. 7 ist der isolirte Faden einer Ankernadel, welcher fast in seiner ganzen Ausdehnung perlschnurartig gebildet ist, und an den Fäden der Ankeräste je zwei ansehnliche Anschwellungen zeigt. Fig. 18 dagegen stellt aller Wahrscheinlichkeit nach das Ende des Achsenfadens einer stumpfspitzigen Stabnadel dar, und zwar, so weit sich nach der Form des Endes urtheilen lässt, das dem stumpfen, abgerundeten Nadelende zugehörige. In dem zugespitzten Ende läuft nämlich auch der Faden in der Regel sehr spitz und fein aus, wie Photographie Fig. 6, Taf. XX von einer intakten Nadel deutlich zeigt; wogegen Fig. 5, Taf. XX das stumpfe Ende einer solchen Nadel wiedergiebt, in welchem der Faden gleichfalls stumpf und abgerundet, ohne wesentliche Verschmälerung endigt. Gleichzeitig tritt auf Fig. 5 an dem Ende des Fadens die dreikantige Beschaffenheit hervor, die im weiteren Verlauf undeutlich wird wegen der nicht mehr so scharfen Einstellung.

Dass die häufigen Einschnürungen des Fadens nicht ganz ohne Einfluss auf die Nadelgestalt selbst sind, verräth Fig. 21, Taf. XXI, welche das spitze Ende einer *Geodia*-Nadel darstellt. Hier ist deutlich, dass die äußeren Umrisse der Nadel entsprechend den Einschnürungen des Fadens ebenfalls schwache Einschnürungen besitzen. Dass dies stets der Fall ist, möchte ich nicht behaupten; wenigstens begegnet man gelegentlich auch ganz auffälligem Dickenwechsel des Fadens, ohne äußerlich an der Nadel etwas davon zu bemerken. Ein Beispiel dieser Art von *Tethya* giebt die Fig. 13, Taf. XXI, welche gleichzeitig die dreikantige Beschaffenheit des Fadens an der Verengerungsstelle sehr deutlich zeigt, indem sich der dicke Faden plötzlich pyramidenförmig zuspitzt und in den sehr stark verschmälerten Theil übergeht. Auch Fig. 9 von *Tethya* zeigt eine solch' plötzliche, wenn auch weniger ansehnliche Verschmälerung.

Bei *Tethya* sind die Einschnürungen oder die Gliederbildungen der Fäden viel weniger häufig, treten jedoch namentlich gegen die Enden auch auf. Dagegen findet sich an den dicken Fäden hier nicht selten eine Erscheinung, welche mit lokalen Einschnürungen in Zusammenhang steht. Wie die Figg. 23 und 24 (Taf. XXI) zeigen, treten nämlich stellenweis schwache Einschnürungen auf, begleitet von einer mäßigen Verschmälerung des Fadens. An der Einschnürungsstelle setzt sich dabei der dickere Fadentheil eine Strecke weit manschettenartig über den Beginn des verschmälerten Theils fort. An den isolirten Fäden ließen sich meist nur die optischen Durchschnitte dieser Manschetten deutlich erkennen (Fig. 23), seltener ist der ganze freie Rand der Manschette deutlich sichtbar (Fig. 24).

Mit dieser manschettenartigen Fortsatzbildung berühren sich in gewissem Grade die Ausläuferbildungen, welche bei beiden Species ziemlich häufig sind und jedenfalls schon in das Gebiet der Abnormitäten gehören. Derartige Ausläufer treten hier und da auf als meist kurze, zuweilen jedoch auch längere dünne seitliche Fortsätze der Fäden. Häufig, doch nicht immer, entspringen sie an Einschnürungsstellen, gewöhnlich in Einzahl, gelegentlich auch mehrfach, wie dies Fig. 25, Taf. XXI, zeigt. Jedenfalls sind die Ausläufer nicht ohne Einfluss auf die Gestalt der Nadel, die wenigstens vorübergehend eine schwache Verdickung auf derjenigen Seite besitzt, welcher der Ausläufer angehört. Wahrscheinlich ist sogar, dass jeder solcher Ausläufer vorübergehend eine kleine Endspitze der Nadel bildete, dass daher solche mit Ausläufer versehene Nadeln vorübergehend mehrspitzig endeten. Beim Weiterwachsen wurden jedoch die dicht genäherten Spitzen von gemeinsamen Kieselschichten umscheidet und wieder zu einem einheitlichen Ende vereinigt. Nahe verwandt mit den Ausläufern sind daher auch die nicht selten vorkommenden Gabelungen des Achsenfadens, wie sie auf Fig. 7 von einer Ankernadel, auf Fig. 28 von einer Stabnadel der *Geodia* abgebildet sind. Die Gabelung des Fadens führt hier stets eine Gabelung des betreffenden Nadelendes mit sich, doch wäre nicht ausgeschlossen, dass aus solch' zweigabeligen Nadeln unter Umständen wieder einheitliche hervorgehen könnten, indem der eine Ast des Fadens allein weiterwächst, und die dem anderen entsprechende Nadelspitze allmählich mit der Hauptspitze verlöthet würde. Der eine Gabelast würde so zu einem Ausläufer. Gleichzeitig zeigt die auf Fig. 28 abgebildete Nadel kurz vor der Gabelungsstelle noch einen ansehnlichen, ziemlich unregelmäßigen Auswuchs des Achsenfadens, welcher eine entsprechende Protuberanz der Nadel bewirkt hat. Ähnliche Unregelmäßigkeiten treten auch sonst nicht allzuselten auf.

Aus einigen Abbildungen von Sollas (1888, Taf. V) geht hervor, dass Anomalien der Nadeln bei gewissen Tetractinelliden nicht selten vorkommen, und dass sich auch der Achsenfaden dabei betheiligt, wahrscheinlich sogar die erste Veranlassung dazu giebt. — Denn aus dem Wenigen, was oben über solche Anomalien des Achsenfadens mitgetheilt wurde, scheint ziemlich klar hervorzugehen, dass sie stets, wenn auch vielfach nur vorübergehend, die Nadelform stören, und dass die Abweichungen der letzteren von der normalen Beschaffenheit auf solche Irregularitäten des Fadens zurückzuführen sind. Im Allgemeinen scheint die Form der Nadel gewissermaßen durch successive Ablagerung der Kieselsubstanz über den Achsenfaden modellirt zu werden.

An den in den Nadeln befindlichen Fäden sowohl, als an den mit schwacher Flusssäure isolirten, ist in der Regel keine feinere Struktur zu beobachten. An den Querschnitten der Fäden, wie sie an feinzerriebenen Nadelfragmenten nicht selten zu finden sind, und zwar eben so gut als auf Querschnitten, die mit dem Rasirmesser von in Gummi arabicum eingebetteten Nadeln hergestellt wurden, sieht man dennoch zuweilen etwas von Strukturen, was die Figg. 15—17 (Taf. XXI) erläutern. Nicht allzuselten sieht man eine regelmäßige Zeichnung (s. Figg. 15 und 17), d. h. es macht den Eindruck, als wenn drei schwächer brechende Räumchen in dem Querschnitt regelmäßig vertheilt seien. Nur einmal dagegen, bei *Geodia*, sah ich ein Querschnittsbild des Fadens einer ansehnlichen Nadel, wie es Fig. 16 (Taf. XXI) zeigt; um ein centrales Räumchen waren hier fünf periphere gruppirt; dieser Querschnitt war auch nicht deutlich dreieckig wie sonst in der Regel. An den in Wasser untersuchten Nadeln der *Tethya* (Marksubstanz), welche durch Zerzupfen eines in Alkohol konservirten Schwammes isolirt wurden, zeigte der Faden einseitig geöffneter Nadeln nicht selten ein eigenthümliches, fein quergebändertes Aussehen, so etwa, wie es Fig. 9, Taf. XXI darstellt. Der so beschaffene Theil des Fadens war stets weniger lichtbrechend als der sich meist anschließende, homogen erscheinende Theil. Daraus dürfte hervorgehen, dass die feingebänderte Struktur erst in Folge irgend einer Veränderung des Fadens hervortritt, und dies wird desshalb noch wahrscheinlicher, weil man durch Behandlung mit gewissen Reagentien dies Strukturbild des Fadens hervorrufen kann, wie wir gleich sehen werden. Gelegentlich treten auch in sonst homogen erscheinenden Fäden quere dünne, dichtere und daher stärker lichtbrechende Schichten vereinzelt auf.

Isolirung der Fäden mit Flusssäure. Für das genauere Studium der Fäden eignet sich dies zuerst von Kölliker (1864, p. 59) geübte Verfahren sehr. Derselbe vermochte so zu zeigen, dass der sog. Central- oder Achsenkanal einen aus organischer Substanz bestehenden Faden enthält, der beim Auflösen der Kieselsubstanz zurückbleibt. Sollas hat diese Versuche später (1888, p. XLIX) wiederholt. Ich habe gleichfalls eine Reihe Versuche angestellt, wobei die Auflösung der Nadeln theils direkt unter dem Mikroskop, zwischen Deckglas und Objektträger, verfolgt wurde, theils dagegen nur die in einem Platintiegel mit schwacher Flusssäure isolirten Fäden untersucht wurden. Beim Beobachten der Auflösung zwischen Deckglas und Objektträger wurden die der Flusssäure auszusetzenden Glasflächen durch einen Überzug mit photographischem Negativlack geschützt (Sollas verwendete einen Überzug von Kanadabalsam). Einen absoluten Schutz gewährt dieser Überzug jedoch nicht, da er sich langsam verändert und auch die Glasflächen schließlich angegriffen werden; dabei entstehen störende Trübungen, welche manchmal gerade das Studium eines günstigen Objektes verhindern. Die Präparate wurden so sorgfältig wie möglich mit Paraffin verschlossen. Trotz aller Vorsicht wurde bei mehrfacher Wiederholung der Versuche die Frontlinse des Apochromats 8 von Zeiss, der hauptsächlich verwendet wurde, allmählich getrübt, so dass sie erneuert werden musste.

Die mir von Prof. Jannasch gütigst überlassene starke Flusssäure erwies sich für die intakte Isolirung der Fäden zu koncentrirt; sie griff sie in dieser Stärke an. Der isolirte Faden wird wenigstens zu Beginn der Einwirkung, wenn die Flusssäure noch ihre volle Stärke hat, rasch vacuolärwabig und seine Substanz zähflüssig. Darauf schwellen die Vacuolen zu blasigen Gebilden an, wozu auch gelegentliches Verschmelzen kleinerer Vacuolen zu größeren wahrscheinlich beiträgt; endlich lösen sich diese blasigen Gebilde von einander los und treiben als hohle Bläschen in der Flüssigkeit umher. In dieser Weise werden, bei Anwendung zu starker Säure, die Achsenfäden wenigstens anfänglich zerstört oder doch vacuolig deformirt, ein Vorgang, der, wie wir später finden werden, auch noch auf andere Art hervorgerufen werden kann.

Bei Anwendung verdünnterer Flusssäure isoliren sich die Achsenfäden ganz intakt, ohne Verflüssigung und Zerstörung. Beim Auflösen etwas größerer Mengen von Nadeln im Platintiegel kann man leicht größere Mengen der Fäden sammeln, da sie sich in Flocken zusammenballen, welche man herausheben, auswaschen, resp. auch durch wiederholtes Centrifugiren reinigen kann.

Beim Auflösen in verdünnter Flusssäure verhalten sich die Kieselnadeln etwas verschieden. Ich habe diese Vorgänge besonders bei *Geodia* unter dem Mikroskop ein wenig verfolgt und auch bei *Tethya* im Wesentlichen das Gleiche gefunden. Der häufigste Fall ist der, dass zuerst die Enden der Nadel, speciell die zugespitzten, angegriffen werden, was bald zur Eröffnung des Achsenkanals an den Enden führt; der Achsenfaden schaut dann auf eine gewisse Strecke frei aus dem offenstehenden Kanal hervor. Bei fortdauernder Auflösung bemerkt man nun, dass sich das geöffnete Ende des Achsenkanals fortgesetzt vertieft und gleichzeitig trichterförmig erweitert, wie Fig. 1, Taf. XXI zeigt. Während die äußere Nadelfläche, so weit verfolgbar, gleichmäßig abschmilzt, geschieht dies im Centralkanal in dem Maße, als er allmählich eröffnet und der Flusssäure zugänglich gemacht wird. Man könnte wegen dieser so häufigen Bildung einer trichterförmigen Auflösungshöhle an den Enden auf die Vermuthung kommen, dass die Angreifbarkeit und Löslichkeit der Schichten von außen nach innen, gegen den Achsenfaden successive zunehme. Eine solche Annahme scheint jedoch zur Erklärung der Erscheinung nicht nöthig, vielmehr dürfte sie sich schon daraus hinreichend erläutern, dass die Flusssäure allmählich in den geöffneten Achsenkanal eindringt und gleichzeitig auch in dem Maße stärker wirkt, als der Achsenkanal durch Auflösung erweitert wird, indem dann eine größere Menge der Säure zur Verfügung steht.

Eine zweite Modifikation der Auflösung verläuft so, dass die Nadel allmählich von außen langsam abschmilzt, ohne dass Korrosionen, Rauhigkeiten oder dergleichen auftreten. In diesem Falle tritt daher keine Eröffnung und Aushöhlung des Achsenkanals ein, wie im ersten Fall; vielmehr erscheint der freigelegte Theil des Achsenfadens bei diesem Auflösungsvorgang gewissermaßen als Fortsetzung des zugespitzten Nadelendes. Diesen verhältnismäßig seltenen Vorgang der Auflösung hat KÖLLIKER (1864), wie es scheint, allein beobachtet, und bildet ihn auf Fig. 14, Taf. VIII ab. — SOLLAS (1888, p. XLVIII) beobachtete dagegen in der Regel die Entwicklung einer endständigen trichterförmigen Höhle beim Lösen der Stabnadeln. Eine gelegentlich, aber doch seltener vorkommende Modifikation der Auflösung ist folgende: es bilden sich durch lokale stärkere Auflösung der Kieselsubstanz dellenartige Vertiefungen der Nadeloberfläche, dieselbe wird korrodirt. Indem diese Vertiefungen schließlich zu Löchern werden, die bis zum Achsenkanal reichen, wird dieser der Flusssäure zugänglich und nun beginnt von diesen Löchern des Kanals aus (s. Fig. 2, Taf. XXI) die innere Auflösung der Kieselsubstanz unter Entwicklung zweier trichterförmiger Höhlen, wie wir sie schon vorhin besprachen. Die Folge ist, dass in diesem Fall ein mittleres Stück des Achsenfadens bloßgelegt wird, und die Nadel schließlich in zwei, resp. wohl auch unter Umständen mehr Stücke zerfällt. Der Vorgang wird jedoch, wie auch Fig. 2, Taf. XXI zeigt, wesentlich dadurch bedingt, dass die Korrosion der Nadeloberfläche in der Regel auf die Mittelregion der Nadel beschränkt ist; geschähe sie gleichmäßig auf der Gesammtoberfläche, so könnte der geschilderte Vorgang nicht eintreten.

Bei dem Freilegen des Achsenfadens durch Auflösung ist in der Regel noch eine eigenthümliche, mir nicht hinreichend klare Erscheinung wahrzunehmen. Auf der Grenzstelle nämlich, wo der freigelegte Theil des Fadens in den noch vom Achsenkanal dicht umschlossenen übergeht, also im Grunde der trichterförmigen Höhle, wird der stark lichtbrechende freie Achsenfaden plötzlich auf eine kurze Strecke ganz hell und durchsichtig (s. Figg. 1—2, Taf. XXI), so dass es aussieht, als wenn der Faden hier unterbrochen wäre. Die im Achsenkanal eingeschlossene Fortsetzung des Fadens scheint etwas stärker lichtbrechend zu sein als der freigelegte Theil. Auf Fig. 1 trat an dem blassen Zwischenstück sogar eine deutliche Querbänderung hervor. Dass es sich nicht um eine Unterbrechung des Fadens handelt, ist klar, da an den isolirten Fäden nie etwas davon bemerkt wird, und die Erscheinung ihren Ort ändert mit dem Fortschreiten der Auflösung. Eine plausible Deutung vermag ich einstweilen nicht zu geben.

Unaufgelöste Reste der eigentlichen Nadelsubstanz habe ich fast nie gesehen; nur ein einziges Mal fand ich bei einer Stabnadel der *Tethya* um das freigelegte Ende des Achsenfadens eine feingranulirte zarte Umhüllungsmasse, welche die Form der Nadel noch zeigte, ja sogar eine Andeutung der Schichtung aufwies, und die zweifellos eine nicht aufgelöste Restpartie der Nadelsubstanz war. Sollas (1888, p. LXIX) giebt an, dass beim Auflösen der Kieselnadeln ein »delicate film of organic matter«, in Form einer zarten Scheide zurückbleibe. Dieser Rest sei nur bei sehr genauer Betrachtung zu erkennen und entspräche der äußersten Schicht der Spicula. Wie gesagt, habe ich nur in dem einzigen, eben erwähnten Fall etwas von solch' einem organischen Rückstand der Kieselsubstanz wahrgenommen. Dennoch muss ich annehmen, dass Sollas im Allgemeinen Recht hat; denn die Sachlage wird wesentlich anders, wenn man stark geglühte Nadeln von *Geodia* in schwacher Flusssäure löst. Solch' geglühte Nadeln sind, wie oben geschildert, ganz undurchsichtig schwarz und undurchdringlich für Flüssigkeiten, die nicht lösen. Bringt man sie in verdünnte Flusssäure, so fällt zunächst auf, dass die meisten sehr rasch ganz durchsichtig werden. Gasentwicklung ist dabei nicht zu beobachten, was ja auch zu erwarten, da das vorhandene Gas höchstwahrscheinlich nur Wassergas ist, mit Spuren anderer, aus der Verkohlung der organischen Substanz herrührender Gase. Die Flusssäure muss daher, im Gegensatz zu den sonstigen, nicht angreifenden Flüssigkeiten, sehr rasch die gesammte feinwabige Substanz der geglühten Nadeln durchdringen, was in so fern begreiflich, als sie das feinere Lamellenwerk rasch zerstören muss. Immerhin scheint aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie auch die feinen Lamellen zunächst durchdringe, ohne sie völlig zu zerstören. Die weitere Auflösung vollzieht sich bei den geglühten

Nadeln denn auch etwas anders als bei den nicht geglühten. Verhältnismäßig rasch scheint das gesammte wabig strukturirte, gaserfüllte Lamellenwerk der Kieselsubstanz zerstört zu werden, ohne dass dabei trichterförmige Höhlen an den Nadelenden auftreten. Von der Kieselsubstanz erhält sich am längsten eine äußerste Schicht; dies ist die schon oben p. 241 erwähnte dichte, anscheinend homogene äußerste Schicht, die an den geglühten Nadeln gewöhnlich zu finden ist, und dann weiterhin eine ähnliche Schicht um den Achsenkanal, die wir bei den geglühten Nadeln gleichfalls schon beobachteten. Indem diese Schichten am längsten widerstehen, so erscheinen die theilweise aufgelösten Nadeln wie hohle Röhren, in deren Achse ein Achsenfaden hinzieht, der jedoch nicht der eigentliche Achsenfaden ist, oder doch diesen erst enthält. Schließlich werden aber diese noch erhaltengebliebenen Schichten auch zerstört. Der Achsenfaden bleibt häufig als ein schwarzbrauner verkohlter Faden gut erhalten; sehr häufig ist er jedoch deutlich hohl, erscheint dann als eine sepiabraune Röhre, die sogar hier und da noch mit Gas erfüllt ist. Gelegentlich wurden auch verkohlte Fäden isolirt, die einen ganz deutlichen Hohlräumchenbau zeigten; sie schienen aus einer einzigen Reihe von Wabenräumchen aufgebaut und hatten daher ein querstreifiges Aussehen (Fig. 8, Taf. XXI), was an die früher erwähnte Querbänderung erinnerte. Besonders interessant war jedoch, dass auch die aufgelöste Kieselsubstanz der geglühten Nadeln zarte bräunliche und daher jedenfalls auch verkohlte Reste zurückließ. Dieselben erschienen häufig wie ein zartes feinkörniges Gerinnsel in dem Hohlraum der theilweise aufgelösten Nadeln, oder umlagerten als eine gerinnselartige Umhüllung den isolirten Faden. Endlich fanden sich jedoch auch aufgelöste Nadeln, deren Gestalt und Umrisse noch ganz deutlich durch solche gerinnselartige Reste erhalten, ja an denen sogar theilweise noch die Schichtung angedeutet war.

Diese Ergebnisse dürften sicher erweisen, dass auch der eigentlichen Kieselsubstanz eine sehr geringe Menge organischer Substanz beigemischt ist, und zwar nicht nur, wie Sollas meint, in der äußersten Schicht, sondern vermuthlich durch die gesammte Kieselmasse hindurch; denn die zuweilen noch sehr deutliche Schichtung spricht dafür.

Eine regelmäßige Abwechslung von Kieselschichten und Schichten organischer Substanz, wie sie M. Schultze bei *Hyalonema* beobachtet haben will, dürfte jedoch hiermit nicht erwiesen sein. Auch hat ja die Analyse ergeben, dass die Menge der organischen Substanz jedenfalls äußerst gering ist.

Verhalten der durch Flusssäure isolirten Achsenfäden gegen Reagentien. Die isolirten Fäden, deren Gestaltsverhältnisse schon bei der allgemeinen Beschreibung der Fäden berücksichtigt wurden, sind äußerst biegsam und von geringer Festigkeit. Dies steht jedenfalls in auffallendem Gegensatz zu dem Verhalten der noch in den Nadeln eingeschlossenen, denn diese scheinen, wie oben p. 236 hervorgehoben, fest und brüchig zu sein. Ob diese Veränderung von einer Einwirkung der Flusssäure auf die organische Substanz der Fäden herrührt, oder ob die Fäden möglicherweise sogar etwas verkieselt sind und durch die Flusssäure entkieselt und schlapp wurden, ist vorerst schwer zu entscheiden. Die Reaktionen der isolirten Fäden sind nun durchaus die des Eiweißes. Sie färben sich mit Methylenblau, Delafield-schem Hämatoxylin, essigs. Eisenoxyd und Hämatoxylin und wohl noch zahlreichen Farbstoffen, wovon z. Th. unten noch mehr.

Von mäßig starker Chlornatriumlösung werden sie (*Tethya*) nicht verändert, auch nicht bei längerem Erwärmen auf 50° C.

5% Natrium-Karbonatlösung verändert sie (*Tethya*) in der Kälte nicht wahrnehmbar; beim Erhitzen in der Lösung quellen sie etwas, werden bedeutend blässer (schwächer lichtbrechend) und knäueln sich häufig auf (Fig. 6, Taf. XXI).

Kalilauge (35%), zu aufgetrockneten Fäden (*Tethya*) gegeben, macht sie blässer, ohne sie jedoch zu lösen oder erheblich zu quellen. Wird dann Wasser zugesetzt, so beginnen die Fäden sofort stark zu quellen und lösen sich völlig und rasch auf. Bei einem früheren Versuch mit den Fäden von *Geodia*, wo die Kalilauge zu den in Wasser liegenden Fäden gegeben wurde, erfolgte daher auch sofortige Auflösung unter starker Quellung.

Koncentrirte Schwefelsäure (89%) löst die aufgetrockneten Fäden (*Geodia*) sofort auf. Bei vorsichtigem Verfahren kann man feststellen, dass zuerst sehr starkes Aufquellen unter Schlängelung eintritt, worauf die Lösung erfolgt.

Xanthoproteinreaktion. Wird ein Fadenknäuel (*Geodia*) mit verdünnter Salpetersäure behandelt, so schrumpfen die Fäden sichtlich und werden etwas schmutzig gelblich; bei schwachem Erwärmen deutlicher gelblich. Bei Zusatz von verdünntem Ammoniak quellen die Fäden beträchtlich auf und färben sich intensiv und rein gelb. — Bei Zusatz von verdünnter Salpetersäure schrumpfen sie wiederum.

Millon's Reaktion. Wird zu einer Partie aufgetrockneter Fäden (*Geodia, Tethya*) etwas Millon's Reagens gesetzt und darauf vorsichtig erhitzt, so färben sich die Fäden schön roth. — Die Farbe ist natürlich da besonders deutlich und intensiv, wo zahlreiche Fäden in einem Knäuel über einander liegen; doch lässt sie sich auch an einzelnen Fäden, namentlich bei Betrachtung mit weit geöffneter Blende, deutlich wahrnehmen. Beim Erhitzen in dem salpetersäurehaltigen Reagens erfahren die Fäden gleichzeitig eine sehr interessante Veränderung, die bei den beiden Gattungen etwas verschieden, jedoch im Wesen dieselbe ist. Einmal quellen die Fäden meist beträchtlich auf, wobei gleichzeitig eine zähflüssige Erweichung vieler eintreten muss, indem sie große Neigung zeigen sich netzartig zu vereinigen unter theilweiser Verschmelzung. Bei dieser Quellung und Veränderung tritt in ihnen ein sehr schöner alveolärer oder wabiger Bau auf, der sich jedoch etwas verschieden darstellt bei den feineren Fäden der *Geodia* und den in der Regel viel dickeren der *Tethya*. Bei der ersteren zeigen die schwächer gequollenen Fäden eine sehr schöne Querbänderung oder Querstreifung, wie sie schon oben erwähnt wurde. Dies ist jedenfalls im Grunde dieselbe Bildung, die auch von dem verkohlten Faden Fig. 8, Taf. XXI abgebildet wurde. Der Faden enthält eine einzige Reihe von Hohlräumchen oder Alveolen und zeigt auch in diesem Zustand häufig schon schwache lokale spindelförmige Anschwellungen mit etwas vergrößerten Alveolen. Bei den stärker gequollenen Fäden finden wir, dass diese lokalen Anschwellungen einiger auf einander folgender Alveolen viel größer geworden sind, so wie es Photographie Fig. 6, Taf. XIX (Vergr. 1730) schön zeigt. Bei noch stärkerem Anschwellen dieser Fadenstrecken werden schließlich die Querscheidewände zwischen den benachbarten angeschwollenen Alveolen ungemein dünn, so dass nur noch die Knotenpunkte zu sehen sind, da wo sich die Scheidewände an die äußere Wand befestigen. Endlich finden sich auch stark angeschwollene ansehnliche Alveolen, die sicherlich aus dem Zusammenfluss benachbarter hervorgegangen sind. Auf die angegebene Weise erlangen die Fäden eine perlschnurartige Beschaffenheit, indem die stark angeschwollenen Partien durch nicht angeschwollene, beziehungsweise sogar etwas gedehnte dünne Strecken verbunden sind (s. Fig. 6, Taf. XIX). Diese sehr dünnen Strecken sind noch desshalb interessant, weil sie den einreihigen Wabenbau äußerst verschmälerter und etwas gedehnter Fäden zur Anschauung bringen, wie ich ihn 1898 (p. 40) von feinsten Gelatineölemulsions-Fädchen geschildert und auf Fig. 12, Taf. XVIII, sowie Fig. 1, Taf. XXI, abgebildet habe. An solch' feinsten Fädchen sieht man dann nur eine Reihe dunkler Punkte, d. h. die Querscheidewände der Waben, die durch lichtere Strecken zusammenhängen, welche den Wabenhohlräumchen entsprechen. Auch bei den gequollenen Achsenfäden der *Geodia* kann man alle Übergänge von gröber strukturirten Fädchenstrecken bis zu diesen feinsten verfolgen und so die Bedeutung dieser feinsten, nicht mehr sicher erkennbaren wabigen Bildung klar ermitteln. Die Übereinstimmung des Bildes solch' feinster, einreihig wabiger Fädchen mit gut gefärbten Geißeln der Flagellaten ist wiederum ganz auffallend, wie ich schon 1898 hervorhob. — Fig. 1, Taf. XX zeigt bei schwächerer Vergrößerung ein ganzes Knäuel isolirter Achsenfäden von *Geodia*, welche die geschilderte Quellung in verschiedenem Grad erfahren haben und auch in verschiedenem Grad netzig verschmolzen sind.

Die Veränderungen, welche die Fäden der *Tethya* unter den gleichen Bedingungen erfahren, sind analog. Doch zeigte nur ein Theil der Fäden an einer gewissen Stelle des Präparats die Veränderung, während die übrigen wenig alterirt waren, nur manchmal quergestreift und hier und da auch deutlich sehr fein wabig erschienen. Die stark veränderten Fäden sind sehr gequollen und zähflüssig, da sie theilweis netzig zusammengeflossen sind (s. Fig. 5, Taf. XIX), jedenfalls da, wo sich die Fäden überkreuzten. Die Zähflüssigkeit dokumentirt sich namentlich auch darin, dass die Fäden zu platten Bändern ausgebreitet sind. Auch ausgezogene sehr verdünnte Fadenstrecken finden sich. Die so veränderten Fäden der *Tethya* sind nun ebenfalls vorzüglich wabig geworden, jedoch nicht einreihig wie die der *Geodia* sondern vielreihig, was Fig. 5 (Taf. XIX, Vergr. 1300) hervorragend schön zeigt. Da die zähflüssige oder doch sehr weiche plastische Substanz der Fäden flach ausgebreitet ist, so ist die Schaumlage nur einschichtig und daher gut zu studiren. Da die Vermuthung nahe lag, dass die geschilderten Quellungserscheinungen der Fäden beim Erwärmen mit Millon's Reagens von der Wirkung der freien Salpetersäure herrührten, so wurde eine Probe mit Tethyafäden angestellt; dieselben quollen beim Erhitzen mit mäßig starker Salpetersäure in derselben Weise und mit eben so deutlichem Hervortreten der wabigen Struktur, wesshalb der Vorgang sicher als eine Wirkung der Säure anzusehen ist.

Mit schwacher Jodtinktur färben sich die Fäden (*Geodia*) gelb bis gelbbraun; Zusatz von koncentrirter Schwefelsäure zur Flüssigkeit bewirkt zuerst schwache Verstärkung der Braunfärbung, darauf Entfärbung und schließlich Zerstörung der Fäden unter Aufquellen.

Behandlung aufgetrockneter Fäden (*Geodia*) unter dem Deckglas mit künstlichem Magensaft (derselbe war schon einige Monate alt) bei 40° ergab langsame Lösung. Nach 24^h waren viele ganz verschwunden, die meisten sehr blass und zart, vielfach nur noch durch Reihen zarter Körnchen angedeutet.

Die aufgezählten Reaktionen ergeben sicher, dass die Fäden aus einem Eiweißkörper bestehen.

Da die in den Spicula eingeschlossenen Fäden sich gegen die Einwirkung sehr zerstörender Reagentien so widerstandsfähig erwiesen, schien es nicht unwichtig, auch die Wirkung einiger dieser Reagentien auf die nicht isolirten Fäden etwas genauer zu prüfen.

Zu diesem Zweck wurden die mit Magensaft isolirten Nadeln der *Tethya* in der Agatschale mäßig fein pulverisirt, so dass die Fäden an den Bruchstellen der Einwirkung der Reagentien zugänglich waren, und das Pulver dann weiter behandelt.

Koncentrirte Schwefelsäure. Eine Probe der gepulverten Nadeln wurde in einem Reagensröhrchen ca. $^3/_4{}^h$ auf freier Flamme mit 89%iger Schwefelsäure gekocht und dann ausgewaschen. Bei der Untersuchung in Wasser schienen zunächst ganz leere Achsenkanäle vorzuliegen, von etwas schwächerer Lichtbrechung als die Kieselsubstanz. Gewisse Zweifel, ob der Achsenfaden ganz zerstört war, wurden jedoch dadurch hervorgerufen, dass hier und da in dem Achsenkanal quere Grenzen zwischen einem etwas stärker und einem etwas schwächer brechenden Inhalt zu sehen waren. Es wurde desshalb fein zerriebene Tusche zugesetzt, jedoch nicht beobachtet, dass Tuschekörnchen in den Kanal eindrangen. Eine Probe der Nadelbruchstücke wurde auf dem Objektträger eingetrocknet, wobei sich das überraschende Resultat ergab, dass nun in fast allen Nadelbruchstücken ein schön quergebänderter Achsenfaden deutlich hervortrat (s. Fig. 9, Taf. XXI, bei tiefer Einstellung). Die hellen Querbänder werden bei hoher Einstellung dunkel, sind also schwach lichtbrechend. Bei Zusatz von schwachem wässerigem Methylenblau trat sofort von den geöffneten Enden der Bruchstücke aus Färbung des Achsenfadens auf, und zwar färbten sich die äußersten Fadenenden stets roth, die darauf folgenden inneren Theile dagegen blau. Nachdem das Präparat über Nacht mit dem Methylenblau gestanden, waren die Fäden in ihrer ganzen Ausdehnung durch und durch roth gefärbt. In den gefärbten Fäden zeigte sich neben der Querbänderung auch eine feinwabige Struktur, hier und da auch etwas längsfaserig. Das Präparat wurde alsdann getrocknet, wobei die Farbe der Fäden großentheils in blau überging und dann in Kanadabalsam eingeschlossen, worin die Fäden eigenthümlicherweise wieder die gleichen Farbenverhältnisse zeigten wie ursprünglich, nämlich die Enden roth, die innere Partie dagegen blau. Ganz besonders schön trat auch auf den Querschnitten der scharf sechseckige, schön blau gefärbte Fadenquerschnitt hervor.

Eine Probe der mit Schwefelsäure gekochten Nadeln wurde mit Millon's Reagens erhitzt, wobei sich, wenn überhaupt, nur eine äußerst geringe Gelbfärbung der Fäden zeigte.

Wurden die mit Schwefelsäure gekochten Nadeln mit schwacher Flusssäure behandelt, so blieb unter langsamer Lösung der Kieselsubstanz der Achsenfaden überall deutlich erhalten. Derselbe war jedoch ungemein blass und machte den Eindruck eines dünnwandigen hohlen Röhrchens.

Kalilauge. Von zwei Portionen der zerriebenen Nadeln wurde die eine $^1/_4{}^h$ auf freier Flamme, die andere 4^h auf dem Wasserbad mit $35\,^0/_0$iger Kalilauge gekocht und hierauf gut ausgewaschen. Wie zu erwarten, und wie auch Sollas schon 1879 und 1888 angegeben hat, wird die Kieselsubstanz der Nadeln von Kalilauge gelöst. Man findet die Nadelbruchstücke in den verschiedensten Graden der Auflösung. Die Lösung der Kieselsubstanz erfolgte bei den Nadelbruchstücken meist von dem Achsenkanal aus, dessen geöffnete Enden daher auch häufig trichterförmig erweitert waren. Das Ergebnis der Lösung ist dann ein hohles röhrenförmiges Nadelstück, indem äußere Schichten sich am längsten erhalten (s. Fig. 5, Taf. XXI). Dabei findet jedoch sicher auch äußere Auflösung statt, so dass die längst erhaltenen Schichten jedenfalls mittlere sind. Nicht selten begegnet man auch löcherig korrodirten Nadeln, und zwar werden solche Löcher, die schließlich durch die noch erhaltene Kieselröhre durchbrechen, theils von innen nach außen, theils auch von außen nach innen durchgefressen. Interessant ist ferner die häufig auftretende zackige Beschaffenheit der Querbruchflächen der Nadeln (s. Fig. 3, Taf. XXI), indem die Schichten abwechselnd stärker und schwächer angegriffen werden. Dies hängt wohl mit der auch optisch hervortretenden verschiedenen Dichte der Schichten zusammen. Gelegentlich finden sich sogar Nadelbruchstücke, bei denen sich verschiedene Schichten ganz von einander gelöst haben, und die dann röhrenförmig in einander geschachtelt sind.

Bei der Auflösung der Kieselsubstanz bleibt ein geringfügiger Rest, aller Wahrscheinlichkeit nach organische Substanz, zurück, der sich hauptsächlich äußerlich in Form eines dünnen blassen, zuweilen auch mehrschichtigen Überzugs findet. Diese Reste färben sich mit Methylenblau oder Dahlia schön roth. Gelegentlich war sogar von ganz aufgelösten Nadeln eine zusammenhängende äußere Hülle zurückgeblieben, die sowohl in der Flächenansicht, als im optischen Durchschnitt einen recht kenntlichen einschichtigen Wabenbau zeigte.

Von den Achsenfäden finden sich auch nach dem Auswaschen mit Wasser gewöhnlich noch deutliche Reste. Einmal kommen Bruchstücke vor, deren Faden sich überhaupt kaum verändert hat. Bei den übrigen Nadeln scheint der Faden dagegen verschwunden; doch ergiebt die genauere Untersuchung, dass gewöhnlich noch Reste vorhanden sind, die sich mit Methylenblau intensiv roth färben (s. Fig. 5, Taf. XXI). Meist machen diese Fäden den Eindruck hohler Röhren, doch finden sich auch solche, die aus durchgehender feinwabiger Substanz zu bestehen scheinen (Fig. 3, Taf. XXI), und welche sogar hier und da noch etwas von der queren Bänderung zeigen. Selbst in Bruchstücken, deren Kieselsubstanz bis auf die oben erwähnte Hülle ganz aufgelöst war, war der Achsenfaden häufig noch in der beschriebenen Weise erhalten. Ferner fanden sich auch ganz freie, isolirte derartige Fäden vor. Endlich begegnet man Nadelbruchstücken, deren Kanal nur noch etwas Gerinnsel enthält und solchen, in denen sich selbst durch Färbung nichts mehr von einem Faden nachweisen lässt.

Nicht ohne Interesse ist, dass sich auch die Achsenfäden der Kieselsterne der *Tethya* gelegentlich als strahlige Gebilde ganz isolirt vorfanden.

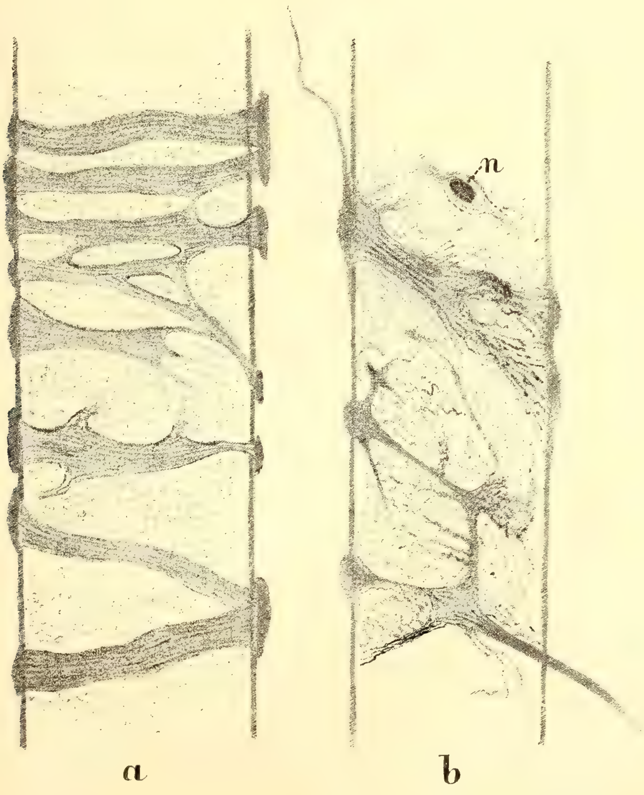
MILLON's Reagens. Schon oben (p. 256) wurde erwähnt, dass sich die Fäden zerriebener Nadeln mit diesem Reagens hübsch gelbroth färben lassen.

Färbungsversuche. Versuche mit nicht zerriebenen Nadeln und wässrigem Methylenblau ergaben, dass bei hinreichend langer Einwirkung (bei 54°) die Fäden, welche durch Bruch dem Farbstoff zugänglich sind, oder die überhaupt in einem einerseits nicht abgeschlossenen Achsenkanal liegen, ganz blau gefärbt werden. Wenn man die so behandelten Nadeln mit Wasser auswäscht, trocknet und darauf in Kanadabalsam einlegt, so findet man viele Nadeln, deren Faden gut gefärbt ist. In Nadeln, deren Achsenkanal beiderseits abgeschlossen ist, ließ sich mit Sicherheit nie ein gefärbter Faden nachweisen; dazu kommt, dass man an zerbrochenen Nadeln stets sicher wahrnehmen kann, dass der Farbstoff allmählich von dem

Bruchende aus eindringt. Hieraus und aus dem schon früher Hervorgehobenen folgt, dass die Kieselsubstanz für den Farbstoff undurchgängig ist. Die weiteren Versuche, mit wässeriger Lösung von Dahlia, die mit Essigsäure versetzt, wässerigem Methylenblau, essigsaurem Eisenoxyd und Hämatoxylin die Achsenfäden zerriebener Nadeln zu färben, ergaben im Allgemeinen keine sehr günstigen Resultate, indem sich zwar gewöhnlich die freigelegten Enden, dagegen relativ selten Fäden der Bruchstücke in ganzer Ausdehnung färbten. Auf dünnen Querschnitten waren die Fäden gewöhnlich gefärbt.

Sehr gute Ergebnisse wurden dagegen erzielt, als Fragmente der Marksubstanz von *Tethya* mit einer wässerigen Lösung von Dahlia (die mit Essigsäure versetzt war) 24^h auf dem Wärmschrank (40°) gefärbt, und hierauf die Nadeln durch Zerzupfen isolirt und aufgetrocknet, oder nach einem von Prof. Schuberg ermittelten Verfahren fixirt und, nach dem Entwässern, die Nadeln durch Zerzupfen in Kanadabalsam isolirt wurden. Vor Allem die letzteren Präparate zeigen die Achsenfäden häufig in ihrer gesammten Ausdehnung vorzüglich und intensiv roth gefärbt (Lampenlicht). Aufs klarste ergiebt sich in diesen Präparaten jedoch wieder, dass nur solche Achsenfäden gefärbt sind, die entweder durch Bruch der Nadeln, oder weil das eine Ende der Nadel offen ist, dem Farbstoff frei zugänglich sind. Gerade diese Präparate lieferten denn auch klare Beweise dafür, dass thatsächlich zahlreiche Stabnadeln vorkommen, deren spitzes Ende geöffnet ist, und deren Achsenfaden hier freiliegt. Besonders häufig ist dies namentlich bei den langen schlanken Stabnadeln, die sich in den leichter zerreißbaren Zügen der Marksubstanz finden. Die Figg. 27 und 28, Taf. XXI zeigen die spitz auslaufenden Enden zweier solcher Nadeln. Die Kieselsubstanz verdünnt sich hier an dem spitzen Ende immer mehr, so dass sie schließlich als ein äußerst feiner Saum endigt, der dicht vor dem Ende des Achsenfadens ganz erlischt. Fig. 26 zeigt dies Fadenende sogar gegabelt, jedenfalls eine der Abnormitäten, wie wir sie oben für gewisse Fäden verzeichneten. An den stärker zugespitzten Nadeln trifft man seltener ein sicheres Offenstehen des Achsenkanals am spitzen Ende; doch existiren auch dafür unzweifelhafte Beispiele, von denen Fig. 22, Taf. XXI eines vorführt. Schon Kölliker (1864) fand bei *Tethya* häufig Kieselnadeln, »bei denen das Ende des Centralfadens frei zu Tage liegt«, ja z. Th. ein Stück weit über das Nadelende hervorragte. Er beurtheilt diese Befunde sehr richtig, als nicht völlig ausgebildete Nadeln, deren eines Ende noch keinen Abschluss gefunden hat, und betrachtet sie daher auch als wichtig für die Auffassung des Nadelwachsthums überhaupt. In dieser Hinsicht ist sehr beachtenswerth, dass ich in den genannten Präparaten auch vereinzelten, fast ganz freien Achsenfäden begegnete, die nur in der mittleren Region von einer äußerst dünnen, schwächer brechenden Scheide (also wohl Kieselsubstanz) umhüllt waren. Das eine Ende solcher Fäden war stumpf abgerundet, das andere dagegen verschmälert. Welche Konsequenzen hieraus für die Bildungsgeschichte der Nadeln gezogen werden dürfen, möchte ich vor genauerer Verfolgung des Thatsächlichen nicht eingehender erörtern.

Dagegen wäre hervorzuheben, dass die mit Dahlia gefärbten und fixirten Präparate auch die Beziehungen des umgebenden Gewebes zu den Nadeln in sehr interessanter Weise und vielfach mit besonderer Klarheit zeigen. Man sieht nämlich die Nadeln dicht umgürtet von einer großen Zahl stark gefärbter, vielfach verzweigter Bänder,



wie es die beiden vorstehenden Textfiguren wiederzugeben versuchen. Der Eindruck ist der, dass eine große Zahl bandförmiger, verzweigter und auch unter einander anastomosirender Zellen, Silikoblasten, die Nadeln dicht umgürten. Die genaue Untersuchung ergiebt jedoch, dass der Zusammenhang dieser Zellen (wenn wir sie so bezeichnen dürfen) viel inniger ist, indem sich zwischen ihnen auf der Oberfläche der Nadel eine sehr feine protoplasmatische Lage ausbreitet, so dass die Bänder nur Verdickungen derselben darstellen dürften. Da die Färbung sehr intensiv ist, so eignet sie sich wenig zur Beobachtung der Kerne; dennoch waren hier und da in den Bändern dunkler gefärbte Körper (*n* Fig. b) eingelagert, deren Deutung als Kerne mir wenig zweifelhaft erscheint.

Viel eigenthümlicher jedoch als diese Beobachtung erscheint mir die folgende, welche an denselben Präparaten in einer ganzen Anzahl Fälle sicher zu stellen war. Unter den Nadeln mit gut gefärbtem Achsenfaden finden sich auch solche, deren Faden mehr oder weniger geschrumpft ist, so dass er den Achsenkanal nicht mehr völlig ausfüllt. An solchen Nadeln fiel nun auf, dass vielfach zwischen den Faden und die Wand des Kanals dunkelroth gefärbte, unregelmäßig viereckige Körper in ziemlich regelmäßigen Abständen eingelagert waren. Fig. 10 zeigt dies für eine Strecke einer Nadel deutlich. Bei weiterer Verfolgung ergab sich, dass die eingelagerten Körper in vielen Nadeln auf das reichste mit Ausläufern versehen sind, welche den Achsenfaden ganz ähnlich umgürten, wie es vorhin für die Bänder um die Nadeln geschildert wurde. Fig. 11 sucht dies für drei solcher Körper wiederzugeben, und Fig. 12 zeigt die Stelle einer Nadel, wo der Achsenfaden auf eine Strecke gerissen war, wodurch ein gerade hier gelegener verästelter Körper bloßgelegt und daher mit seinen weitausgedehnten Verästelungen schön zu verfolgen war. Dass hier nichts Abnormes vorliegt, dafür scheint das in ziemlich regelmäßigen Abständen sich wiederholende Vorkommen der eigenthümlichen Körper zu sprechen. Bei ihrer Betrachtung vermag man sich des Gedankens nicht zu erwehren, dass es sich um Zellen handeln könnte, die in ähnlicher Weise mit dem Wachsthum des Achsenfadens in Beziehung ständen wie die Silikoblasten mit dem der Kieselsubstanz der Nadel. Obgleich diese Möglichkeit fast ausgeschlossen erscheint, wenn man das, durch zahlreiche übereinstimmende Erfahrungen festgestellte erste Entstehen des jugendlichen Spiculums in einer Zelle berücksichtigt, so dürfte doch angezeigt sein, diese sehr auffallende Erscheinung weiter zu verfolgen. Erst der sichere Nachweis eines Kernes in den fraglichen zellähnlichen Gebilden wäre vollkommen entscheidend.

Ich muss die Lösung der sich an diese Beobachtung anknüpfenden interessanten Fragen einstweilen späteren eigenen oder fremden Untersuchungen überlassen. In der vorliegenden Litteratur fand ich nichts, was mit den geschilderten Verhältnissen in Beziehung gebracht werden könnte.

2. Einige Beobachtungen an den Kalkspicula von Leucandra aspera.

Die wichtigen Untersuchungen von Sollas (1885) und v. Ebner (1887) erwiesen sicher, dass die Kalknadeln aus Kalkspat (Calcit) bestehen, und dass jede Nadel sich so verhält, als wenn sie aus einem Kalkspatindividuum herausgeschnitten wäre, d. h., dass ihre Theilchen alle krystallographisch übereinstimmend orientirt sind. Untersuchungen des specifischen Gewichts, des Brechungskoefficienten für die beiden Strahlen, der Verhältnisse der Doppelbrechung, der Spaltbarkeit, sowie der Ätzfiguren lieferten sämmtlich sichere Beweise für diese Auffassung. In v. Ebner's ausgezeichneter Untersuchung sind auch alle früheren Erfahrungen über die Kalknadeln so eingehend und trefflich berücksichtigt, dass ich hierüber auf seine Abhandlung verweisen kann.

Meine Untersuchungen über die Kalknadeln beschränken sich nur auf einige gelegentliche Studien über ihre Veränderung bei schwachem Glühen, da schon v. Ebner's und frühere Erfahrungen ergaben, dass hierbei Erscheinungen auftreten, welche sehr an das Verhalten der Kieselnadeln erinnern.

Zur Untersuchung wurden fast ausschließlich die großen, beiderseits zugespitzten Stabnadeln von *Leucandra* benutzt, welche durch vorsichtiges Kochen mit 1%iger Kalilauge isolirt waren. — Wie die früheren Untersucher (vgl. insbesondere Ebner p. 117 ff.) beobachteten, werden die Nadeln schon bei mäßigem Erhitzen (nach v. Ebner genügt 370°, Siedepunkt des Paraffins) weißlich trüb, was ganz plötzlich, in einem Moment eintritt. Dabei springen die Nadeln häufig fort, oder zerspringen auch in einige Stücke. Bei stärkerem Erhitzen zerspringen oder dekrepitiren sie in feinste blättchenartige Fragmente, wie dies v. Ebner beschreibt. Die Fragmente sind so klein, dass sie sich wie ein weißer Rauch erheben, wenn man das Erhitzen in einem Tiegel oder Glasröhrchen vornimmt, wobei sie sich an die Wände oder den Tiegeldeckel niederschlagen, so dass man zur irrigen Meinung verleitet werden könnte, dass die Nadelsubstanz sublimirt. Ich habe nur diejenige Veränderung genauer untersucht, welche bei vorsichtigem Erhitzen unter Weißwerden der Nadeln plötzlich eintritt, ohne dass sie hierbei in feine Fragmente zerstäuben. Schon v. Ebner hat gegen Haeckel (1872) sehr richtig hervorgehoben, dass die schwächere oder stärkere Bräunung der geglühten Nadeln (im durchfallenden Licht) nicht auf Verkohlung organischer Substanz, d. h. auf Bildung schwarzer Kohlentheilchen, sondern auf dem Auftreten zahlreicher, die Kalksubstanz durchsetzender Gasbläschen oder leerer Räumchen beruht. Dies ist denn auch vollkommen richtig; nur muss ich aus den Figuren (s. Figg. 34, 39, 40, 41, 49) und der Beschreibung Ebner's entnehmen, dass er die sich entwickelnde feine Hohlräumchenstruktur in ihrer Feinheit und Regelmäßigkeit nicht genügend erkannte, sondern nur die etwas gröberen Hohlräumchen oder Gasbläschen wahrgenommen hat. Wenigstens zeigen die citirten Figuren Ebner's nur ziemlich locker zerstreute gröbere Hohlräumchen und können daher höchstens einem Theil der überraschend schönen und feinen Struktur entsprechen, welche die schwach erhitzten Nadeln darbieten. Wir erfuhren soeben, dass also bei den Kalknadeln ganz der gleiche Irrthum hinsichtlich der Veränderung beim Glühen begangen wurde, wie bei den Kieselnadeln.

Zur Erläuterung der schönen feinwabigen Struktur der schwach erhitzten Stabnadeln gebe ich drei Mikrophotographien von Fragmenten solcher Nadeln, die durch feine Zertrümmerung hergestellt und in Xylol-Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Fig. 1 (Taf. XIX) ist der optische Längsschnitt einer Nadel, der sowohl den feinen Wabenbau als die Schichtung sehr gut erkennen lässt. Fig. 2, Taf. XIX zeigt dagegen einen recht guten Querschnitt einer Nadel mit Schichtung. Auf demselben ist gleichzeitig sicher zu erkennen, dass sich von einem Achsenkanal und Achsenfaden sicherlich nichts findet. In diesem Fall ist sogar nicht einmal eine besondere Ausbildung des axialen Wabenwerks zu beobachten, welche einem Achsenfaden analog erscheinen könnte. In anderen Fällen dagegen war die axiale Partie der wabigen Kalksubstanz etwas lockerer strukturirt als die übrige, ohne jedoch irgendwie scharf von derselben abgesetzt zu sein. Meine Erfahrungen stimmen daher durchaus mit denen v. Ebner's überein, dass ein Centralkanal und ein Achsenfaden im Sinne der Kieselnadeln sich nicht findet und dass der zuweilen, namentlich auch bei schwach geglühten Nadeln, sichtbare Achsenfaden nur von einer Modifikation der Kalksubstanz herrührt, die sich durch leichtere Angreifbarkeit in Säuren und durch etwas anderes

Lichtbrechungsvermögen (wohl gewöhnlich geringeres) von der übrigen unterscheidet.

Fig. 4 (Taf. XIX) ist die Mikrophotographie eines ganz dünnen Fragmentes, das jedenfalls einen ganz regulären axialen Radiärschnitt einer Stabnadel darstellt und die Beziehungen der Schichtung zu dem Wabenbau sehr gut erkennen lässt. Aus dieser Photographie ergiebt sich, dass die Schichtung auch hier eine sehr feine ist und auf regelmäßiger schichtweiser Anordnung der Hohlräumchen beruht, wie bei den Kieselnadeln und den zahlreichen, von mir früher (s. 1898 u. 1900 Schwefel) beschriebenen Fällen. Auch hier begegnen wir einem regelmäßigen Wechsel dünner, wie es scheint, im Allgemeinen nur einreihiger Wabenschichten, deren etwas verschiedenes Lichtbrechungsvermögen auf der etwas verschiedenen Größe der Hohlräumchen und der Dicke der Wände beruht. (Genauere Erörterungen über diese so gewöhnliche Erscheinung vgl. in dem Abschnitt über die Schichtung der Stärkekörner in meinem Werk von 1898 p. 305). Auch Fig. 1 Taf. XIX zeigt die Feinheit des Schichtenbaues sehr gut, wogegen der Querschnitt Fig. 2 (Taf. XIX) meist das Abwechseln dickerer, heller und dunkler, mehrwabiger Zonen bemerken lässt. Wie jedoch einzelne Partien (so z. B. rechts oben) auch hier verrathen, rührt dies wohl sicher nur daher, dass die Schichtung nicht ganz scharf eingestellt ist und desshalb dickere Schichten dadurch entstehen, dass sie insgesammt etwas stärker lichtbrechend sind als die dazwischen liegenden Partien, ohne dass die feinere Schichtung deutlich hervortritt, welche diese gröberen Zonen bei scharfer Einstellung selbst zeigen.

Wie bei den Kieselnadeln sind auch hier die Hohlräumchen des feinwabigen Gerüstes ganz unzugänglich für Flüssigkeiten. Weder Wasser noch andere Flüssigkeiten, die nicht zerstörend wirken, dringen ein. Dies folgt ganz sicher daraus, dass selbst die feine Struktur dünnster Fragmente in Kanadabalsam vollkommen klar und deutlich bleibt, während sie verschwinden müsste oder doch sehr an Schärfe verlieren, wenn der Kanadabalsam eindränge.

Einige Versuche über die eventuelle Veränderung der Dimensionen der Stabnadeln beim Erhitzen bis zum Weißwerden ergaben, dass dabei sicher gar keine Dickenzunahme auftritt, während wir diese bei den Kieselnadeln sehr beträchtlich fanden. Eine Vergrößerung der Längendimension ist ja sehr unwahrscheinlich, da sie den Kieselnadeln fehlt. Hieraus folgt, dass das Deutlichwerden der Wabenstruktur nicht auf Erweiterung vorhandener Hohlräumchen beruhen kann.

Um einen Anhaltspunkt hinsichtlich des eventuellen Wasserverlustes beim Erhitzen der lufttrockenen Kalknadeln zu erhalten, wurde eine Probe (0,2233 g) in einem kleinen Reagensröhrchen erhitzt bis sichtlich kein Wasser mehr entwich. Die Nadeln wurden dabei nicht nur weiß, sondern in feinstes Pulver zerstäubt, das sich an die Wand des Röhrchens setzte. Dies ist auch der Grund, wesshalb der Versuch in einem nicht zu kurzen Röhrchen vorgenommen werden muss, da die Verstäubung sonst starken Substanzverlust bewirkt. Dass beim Erhitzen Wasserverlust eintritt, ist deutlich, da sich das Wasser an dem oberen Theil des Röhrchens niederschlägt. Nach völligem Austreiben des Wassers, wobei sich ein schwach brenzlicher Geruch entwickelte, betrug der Verlust 0,0066, was einem Wasserverlust von 2,507 % entspricht. Da nun bei vorsichtigem Erhitzen bis zum Weißwerden der Nadeln zweifellos viel weniger Wasser verloren geht als bei der Zerstäubung, wie sie in obigem Fall eingetreten war, so ist der Wasserverlust beim Weißwerden jedenfalls ein sehr geringer. Ähnlich wie bei den Kieselnadeln kann daher das Deutlichwerden der Hohlräumchenstruktur nicht etwa auf dem Austreiben einer eventuellen Wassererfüllung der Hohlräumchen beruhen, aber auch nicht auf der Erweiterung ursprünglicher Hohlräumchen, da ja die Nadeln ihr Volum nicht ändern, sondern höchstens auf einer Art Zusammenschmelzen feinster Hohlräumchen zu gröberen, sichtbaren, unter theilweiser Zerstörung des feinsten Maschenwerks.

Die Frage, ob das Auftreten der feinwabigen Mikrostruktur auf die Existenz einer entsprechenden, ihrer Feinheit wegen jedoch unsichtbaren Struktur im nicht erhitzten Zustand hindeutet, vermag ich nur in derselben Weise wie für die Kieselnadeln zu beantworten. Die Schichtung scheint darauf hinzuweisen, dass auch schon im nichterhitzten Zustand eine solche Struktur existirt, denn hierdurch würde sich der Schichtenbau und seine Eigenthümlichkeiten in sehr einfacher Weise und in Übereinstimmung mit den Verhältnissen ähnlich geschichteter Gebilde erklären.

Wie oben mitgetheilt wurde, vermochte ich eben so wenig wie v. Ebner und einige frühere Beobachter einen Achsenkanal und Achsenfaden an den normalen und den erhitzten Nadeln aufzufinden. Beim Auflösen der Nadeln in sehr verdünnter Essigsäure zeigt sich nie die Spur eines solchen Achsenfadens, der doch, wenn er in ähnlicher Weise wie bei den Kieselnadeln entwickelt wäre, unter diesen Umständen leicht nachzuweisen sein müsste.

Bei vorsichtigem Auflösen der Kalknadeln in verdünnten Säuren konnte v. Ebner (p. 121) keinerlei Reste organischer Substanz bemerken; bei Behandlung der Nadeln mit Essigsäure, der Bismarckbraun zugesetzt war, schien es zwar, dass etwas organische Substanz in Form membranöser Bildungen zurückbleibe und sich mit dem Farbstoff tingire. Da jedoch beim Auflösen von Kalkspatpartikeln das Gleiche sich zeigte, so schließt v. Ebner wohl mit Recht, dass es sich um eine geringfügige Ausfällung des Farbstoffs in Berührung mit dem kohlensauren Kalk handle.

Meine mit äußerst verdünnter Salzsäure, die schwach mit Methylenblau versetzt war, angestellten Versuche ergaben, dass bei der Lösung der mit 1%iger Kalilauge isolirten Nadeln eine sehr geringe Menge einer feingranulirten Substanz zurückbleibt, die zuerst an den abschmelzenden Nadelspitzen auftritt, und im Allgemeinen wie ein unregelmäßig verschrumpfter, ganz schlapper und äußerst dünnwandiger hin- und hergewundener Schlauch erscheint. Von einem Achsenfaden wurde, wie gesagt, nie eine Spur gesehen. Die vorsichtige Auflösung fein zertrümmerter Fragmente der Nadeln ergab, dass auch diese eine sehr feine, schleimartige, blass gefärbte Masse zurücklassen, welche die Form des Fragmentes besitzt. — Bis zum Weißwerden erhitzte Nadeln verhalten sich bei der Auflösung gerade so wie die nicht erhitzten.

Die Auflösung der Nadeln in nicht mit Methylenblau versetzter, sehr verdünnter Salzsäure ergab ganz dasselbe Resultat, und das Gleiche wurde auch an Nadeln beobachtet, welche einfach durch Zerzupfen dem in Alkohol konservirten Schwamm entnommen waren.

Hieraus folgt, dass der äußerst geringe, bei der Lösung bleibende Rest nicht mit dem zugesetzten Methylenblau zusammenhängt. Dagegen muss ich hervorheben, dass beim Auflösen feiner Fragmente von Kalkspat (Auerbach an der Bergstraße) in sehr verdünnter Salzsäure ebenfalls ein sehr geringer fein granulärer, häufig etwas gelblicher Rest zurückblieb, welcher wenigstens zuweilen an den Spicularückstand erinnerte.

Mit einer Spiculascheide, wie sie von Kölliker, Haeckel, v. Ebner und Minchin als eine organische Umhüllung der Kalknadeln beschrieben wird, kann der bei der Auflösung zurückbleibende Rest nicht wohl verglichen werden. Hinsichtlich dieser Frage ist auch die Behandlung der Nadeln mit Kalilauge von Wichtigkeit, da nach den

Erfahrungen HAECKEL'S und v. EBNER'S stärkere Lauge die Nadeln schon in der Kälte angreift, wobei die sogen. Scheide sich gut erhalten soll. Nach v. EBNER (p. 108) unterscheiden sich die Kalkspicula in dieser Hinsicht von Kalkspat, dem sie im Übrigen so genau entsprechen, da letzterer durch 10—15 %ige Kalilauge (in 24^h und ein- bis zweimaligem Kochen auf kurze Zeit) nicht angegriffen wird, während die auf gleiche Weise behandelten Nadeln sehr stark angegriffen bis völlig zerstört werden. Auch ich habe einige Versuche mit Kalilauge angestellt, die in 35 %iger Lösung zur Verwendung kam, jedoch nur in der Kälte, ohne Erwärmen. In dieser Lauge waren die Nadeln schon nach 24^h sehr angegriffen, ja die kleineren völlig zerstört. Das Seltsame ist jedoch, dass dabei jede Nadel eine deutliche schöne dünne Scheide zurücklässt, welche die ehemalige Spiculaform gut bewahrt, und die sich bei Untersuchung mit starken Vergrößerungen als sehr feinwabig, einschichtig strukturirt erweist, was namentlich auch auf dem optischen Durchschnitt gut zu erkennen ist. Dagegen ist von einem Achsenfaden auch bei dieser Behandlung nie etwas zu bemerken; im Gegentheil wird die axiale Partie der Nadeln häufig rascher gelöst als die periphere, wesshalb sich ein scheinbarer Achsenkanal bilden kann. Interessanterweise findet man zwischen den ganz oder theilweise zerstörten und in der Lauge untersuchten Nadeln eine große Menge dünner, schön sechseckiger Krystalltäfelchen, die in ihrem Aussehen, der vielfach sehr schön ausgeprägten Schichtung, sowie auch dem gelegentlich sehr deutlichen alveolären Bau vollständig den sechseckigen Täfelchen gleichen, die ich 1898, p. 124 beschrieben und auf Taf. VIII, Figg. 2, 3 und 6 photographisch abgebildet habe[1]. Bei Betrachtung in der Fläche zeigten sie, wie die 1898 beschriebenen Täfelchen, meist keine Doppelbrechung, dagegen erwiesen sie sich in der Kantenansicht stark doppelbrechend. Häufig waren die Täfelchen auch den angegriffenen Nadeln oder deren Scheiden in ganzen Büscheln aufgewachsen.

Wurde etwas gröblich pulverisirter Kalkspat (Auerbach an der Bergstraße) in entsprechender Weise mit 35 %iger Kalilauge einige Tage in der Kälte behandelt, so zeigte sich ganz die gleiche Erscheinung. Schon der Umstand, dass die Kalkspatpartikel, ähnlich den Kalknadeln, in der Lauge allmählich zu einer Kruste zusammenbacken, ließ dies vermuthen. Zwischen und auf den Kalkspathstückchen fand sich eine große Menge der sechseckigen Täfelchen, auch ganze Aggregationen solcher und büschelige Auswachsungen auf den Kalkspatfragmenten, die übrigens auch stellenweise sichere, wenn auch schwache Spuren von Ätzung zeigten. Sowohl bei den Nadeln, als bei den Kalkspatfragmenten ergab sich die seltsame Erscheinung, dass die Täfelchen nach dem Auswaschen der Lauge mit Wasser verschwanden, sich dagegen nun eine Menge kleiner Calcosphäriten oder auch deutlicher kleiner Rhomboëder vorfand, die theils frei, theils den Nadeln aufgewachsen waren, zum Theil jedoch auch im Inneren der im Wasser erhaltenden Scheiden der Nadeln lagen. Dies ließ vermuthen, dass die Calcosphäriten und Rhomboëder unter dem Einfluss des Wassers aus den Täfelchen hervorgehen. Genauere Verfolgung der Wasserwirkung unter dem Mikroskop ergab denn auch wirklich, dass die Täfelchen durch Wasser ziemlich rasch, jedoch keineswegs plötzlich aufgezehrt werden, und dass an ihrer Stelle die Calcosphäriten auftreten. Eigenthümlicherweise fand sich jedoch gelegentlich, dass die Täfelchen durch Wasser nicht völlig zerstört wurden, sondern einen skelettartigen Rest zurückließen, der die Form des ursprünglichen Täfelchens noch deutlich zeigte. Jedenfalls folgt aus diesen Erfahrungen, dass die Vermuthung, es könnten die sechsseitigen etwa K_2CO_3 sein, nicht begründet ist. Vielmehr handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um ein Doppelsalz von $CaCO_3$ und K_2CO_3, welches durch Wasser zersetzt wird, unter Abscheidung des $CaCO_3$ in Gestalt von Sphäriten oder Rhomboëdern. Ich habe die nicht uninteressante Bildung dieser Verbindung noch etwas genauer verfolgt und werde die Ergebnisse meiner Untersuchungen an geeignetem Ort mittheilen[1].

---

[1] Die Täfelchen wurden 1898 für $CaCO_3$ gehalten, was sie nicht sind, wie das Folgende ergiebt.

Oben wurde erwähnt, dass beim Auflösen der Nadeln in 35%igem Kali eine gut ausgebildete Scheide zurückbleibt. Bei Behandlung mit sehr verdünnter Salzsäure (3—4 Tropfen auf ca. 30 ccm H_2O) bleibt diese Scheide unverändert erhalten. Dabei wurde gleichzeitig eine sehr seltsame Erscheinung beobachtet. Hier und da war in der Scheide noch ein mehr oder minder ansehnlicher ungelöster Rest der Nadel erhalten, der nun von der sehr verdünnten Säure allmählich gelöst wurde. Diese Lösung erfolgte aber in einer Weise, die von der vorhin beschriebenen normaler Nadeln ganz abwich, indem ein häufig sehr schön und feingeschichteter gelbbräunlicher Rückstand verblieb, der die Form des aufgelösten Spiculastückes völlig bewahrte. Gleichzeitig bemerkte man jedoch deutlich, dass die feine Schichtung dieses Rückstandes nichts mit der ursprünglichen Schichtung der Nadel zu thun hatte, denn an abgebrochenen Nadeln folgte die Schichtung des Bruchendes der Bruchfläche, war also etwas ganz Anderes als die natürliche Schichtung. Wurden die Scheiden hierauf mit halbverdünnter Salzsäure (von 35 %) behandelt, so verloren sie sehr stark an Substanz und fielen zu sehr substanzarmen lockeren unregelmäßigen Hüllen zusammen, die auffallend an diejenigen erinnerten, welche sich direkt aus den Nadeln mit sehr verdünnter Säure gewinnen lassen (s. oben). Halbverdünnte Salpetersäure veränderte diese Reste wenig; als darauf halbverdünntes Ammoniak zugesetzt wurde, verquollen sie dagegen bis zur Unkenntlichkeit.

---

[1] Frisch gefällter $CaCO_3$ wird durch Behandlung mit 35%iger Kalilauge bei 40° in wenig Tagen völlig in Kryställchen des fraglichen Doppelsalzes übergeführt.

Aus diesen Ergebnissen kann ich nur schließen, dass die mit Kalilauge isolirten sog. Scheiden nicht wohl nur aus organischer Substanz bestehen können, sondern, dass an ihrer Zusammensetzung auch anorganisches Material in irgend einer Form, möglicherweise sogar $CaCo_3$ Theil nimmt, obgleich das Nähere vorerst nicht recht klar ist.

Doch möchte ich bei dieser Gelegenheit daran erinnern, dass Calcosphäriten, die aus reinen Lösungen von $CaCl_2$ und K_2CO_3 dargestellt wurden, und daher auch nur aus $CaCO_3$ bestehen können, bei der Auflösung in sehr verdünnter Essigsäure eine äußere Hülle zurücklassen, jedoch auch von dem Inneren sich blasse, schwer bemerkbare Reste erhalten (s. hierüber 1898, p. 130).

Auf Schnitten durch *Leucandra*, die zuvor mit Alaunkarmin gefärbt waren, sind die Kalknadeln stets mehr oder weniger aufgelöst. Gewöhnlich findet sich um den Querschnitt des Raumes, den die ehemalige Nadel einnahm, eine tief rothgefärbte, ziemlich dicke Scheide, und eben so bemerkt man häufig in der Höhlung eine bis mehrere ähnliche koncentrische Scheiden, so dass das Ganze den Eindruck macht, als seien beim Auflösen mehrere in einander geschachtelte Hüllen von organischer Substanz zurückgeblieben. Diese Erfahrung veranlasste mich, die Einwirkung einer 5 %igen Kalialaunlösung auf die isolirten Nadeln zu untersuchen. Dabei zeigte sich sofort, dass die Nadeln von dieser Lösung stark angegriffen werden, was schon durch die langsame Kohlensäureentwicklung erwiesen wird. Nach mehrtägiger Einwirkung finden sich massenhaft Gipskryställchen zwischen den Nadeln vor, ja diese sind den Nadeln häufig so dicht aufgewachsen, dass letztere vor dem weiteren Angriff geschützt werden. Die Nadeln sind mehr oder weniger bis völlig aufgelöst, wobei sich jedoch, ähnlich wie bei der Lösung in Kalilauge, eine äußere Scheide regelmäßig erhält, zu der sich zuweilen noch mehrere ähnliche innere, koncentrische Scheiden gesellen, woraus sich die oben geschilderten Befunde der Schnitte erklären. Dass es sich nun in diesem Fall unmöglich um Reste organischer Substanz handeln kann, ist schwerlich zu bezweifeln; vielmehr muss jedenfalls eine Abscheidung anorganischer Substanz vorliegen, also entweder von Gips, oder eventuell auch von Thonerde oder einer Thonerdeverbindung, die bei der Einwirkung der Alaunlösung auf den $CaCO_3$ gebildet wird.

Calcit wird ebenfalls von der 5%igen Alaunlösung angegriffen unter Bildung von Gipskryställchen und Entwicklung von Kohlensäure.

Es schien mir angezeigt, auch einige vergleichende Versuche mit Kalkspatfragmenten hinsichtlich der Wirkung des Glühens auszuführen. Dass das Weißwerden der Kalkspicula bei mäßigem Glühen nicht von Zersetzung des $CaCO_3$ unter Entweichen von CO_2 herrührt, ergiebt sich ja schon aus der Thatsache, dass die weiß und alveolär gewordenen Nadeln beim Auflösen in Säure eben so reichlich CO_2 entwickeln als die nicht erhitzten. Dies folgt aber auch daraus, dass es sehr energischen und langen, 2—3stündigen Glühens bedarf, um kleine Fragmente von Kalkspat völlig zu zersetzen und in CaO überzuführen. — Mäßiges, kurzes Glühen bewirkt sehr wenig Veränderung an kleinen Kalkspatfragmenten. Gewöhnlich ist nur eine äußerst dünne Rindenschicht verändert, und zwar feinwabig geworden, häufig mit senkrecht gegen die Oberfläche gerichteter Faserung. Nicht selten tritt in dieser Schicht eine polygonale Felderung bei Flächenansicht hervor, was an sphärolithische Bildungen erinnert, um so mehr, als die Polygone etwas radial zerklüftet sind. Manchmal erscheinen die schwach geglühten Splitter auch sehr deutlich geschichtet.

Fragmente, die 2—3^h stark geglüht und daher völlig in CaO umgewandelt waren, sind sehr brüchig, leicht zu zertrümmern, und weiß, wie dies von gebranntem Kalk bekannt. Bei Einbettung in Xylolkanadabalsam ergiebt sich, dass die feinen Trümmer sehr verschieden durchdringlich sind für den Balsam. In die meisten dringt der Balsam nicht ein, dieselben zeigen daher auch nach der Einbettung die vorhandene feine und schöne Struktur sehr deutlich. Diese Struktur, von welcher die Photographie Taf. XIX, Fig. 3 (Vergr. 4300) ein gutes Bild giebt, ist wieder durch und durch feinwabig; jedoch nicht gleichmäßig. Das genauere Studium ergiebt vielmehr, dass eine breccienartige Beschaffenheit vorliegt. In eine etwas gröberwabige und daher auch ein wenig schwächer lichtbrechende Grundmasse sind zahlreiche unregelmäßig rundlich-eckige Gebilde von etwas feinerwabigem Bau und etwas stärkerer Lichtbrechung eingelagert. Auf der, bei sehr starker Vergrößerung und scharfer Einstellung aufgenommenen Photographie Fig. 3 tritt der Unterschied zwischen diesen Gebilden und der Grundmasse sehr wenig hervor. Am deutlichsten ist er bei Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols, indem die eingelagerten Gebilde ziemlich stark doppelbrechen, die Grundmasse dagegen nicht merkbar. Die doppelbrechenden Einschlüsse verhalten sich nicht wie Sphären, zeigen nie ein Kreuz, und erscheinen bei Einschaltung des Gipsplättchens (Roth 1. O.) theils blau, theils gelb. Sie verhalten sich also wie einfache Kryställchen. Die ganze Bildung erinnert lebhaft an die Mikrostruktur, die ich 1898 (p. 384) bei porösen Thonzellen beobachtete. In einzelne Fragmente ist der Kanadabalsam bis zu einer gewissen Tiefe eingedrungen, und einige kleine Fragmente sind auch ganz von Balsam durchdrungen. In diesen ist die Struktur durchaus unsichtbar geworden, abgesehen von einzelnen, ein wenig gröberen Hohlräumchen, die nicht von Balsam erfüllt sind, also gaserfüllt blieben. Zwischen solchen Fragmenten und den von Balsam gar nicht durchdrungenen giebt es alle möglichen Übergangsstufen.

Auch in den ganz durchdrungenen, anscheinend strukturlosen Fragmenten, sind die eingestreuten, etwas stärker brechenden Gebilde hier und da erkennbar. Die doppelbrechende Wirkung der letzteren ist in diesem Fall noch deutlicher als im gaserfüllten Zustand, hängt demnach mit der Gaserfüllung der Struktur nicht zusammen. Auch die ganz durchdrungenen Fragmente sind etwas stärker brechend als der umgebende Balsam, demnach bricht auch die Gerüstsubstanz etwas stärker als Balsam.

Kurze Übersicht der wichtigsten Ergebnisse.

1) Das Verhalten der Kiesel- und Kalknadeln der Spongien bei schwachem Glühen, wobei eine feine, nicht imbibirbare Hohlräumchen- (Waben-) Struktur auftritt, macht es sehr wahrscheinlich, dass eine solche Struktur auch schon im normalen Zustand existirt, jedoch zu fein, um gesehen werden zu können. Für diese Auffassung spricht auch die wohl ausgeprägte Schichtung der Kiesel- oder Kalksubstanz.

2) Der Achsenfaden der Kieselnadeln zeigt die Reaktionen der Eiweißsubstanzen. Im normalen Zustande ist er spröde und splitternd, nach Isolation durch verdünnte Flusssäure dagegen weich und schlapp. Auch die eigentliche Kieselsubstanz enthält etwas organische Substanz, wie sich namentlich beim Auflösen der geglühten Nadeln in schwacher

Flusssäure zeigt. Farbstoffe und sonstige Reagentien können nur auf den Faden wirken, wenn entweder das eine Ende der Nadel noch offen, oder der Faden durch Bruch zugängig gemacht ist.

3) Die Kieselnadeln der *Tethya* sind äußerlich von gürtelförmigen Zellbändern (Silikoblasten) völlig umhüllt.

4) An Nadeln von *Tethya* mit stark gefärbtem und etwas geschrumpftem Achsenfaden bemerkt man nicht selten zellenähnliche, häufig reich verästelte Körper in regelmäßigen Abständen zwischen dem Faden und der Wand des Achsenkanals.

5) In den Kalknadeln von *Leucandra* findet sich sicher kein Achsenfaden, wie denn überhaupt organische Substanz darin nur äußerst spärlich vorkommen kann. Die sehr deutliche Scheide, welche beim Auflösen der Nadeln in starker Kalilauge zurückbleibt, besteht aller Wahrscheinlichkeit nach nicht nur aus organischer Substanz.

6) Konzentrirte Kalilauge greift in der Kälte nicht nur die Kalknadeln an, sondern eben so auch Kalkspat unter Bildung sechsseitiger Krystalltäfelchen, die, so weit bis jetzt erkennbar, wohl ein Doppelsalz von $CaCO_3$ und K_2CO_3 sind, das durch Wasser sofort zersetzt wird, unter Abscheidung von $CaCO_3$ in Form von Sphären oder Rhomboëdern.

Heidelberg, im Juli 1900.

Litteratur.

1871. H. Behrens, Mikroskopische Untersuchungen über die Opale. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. Wien. Math.-phys. Klasse. Abth. I. Bd. LXIV. p. 519—566.

1858. J. S. Bowerbank, On the anatomy and physiology of the Spongiadae. Philosophic. Transact. of roy. Soc. Vol. CXLVIII. 4 Taf. p. 279—332.

1893. O. Bütschli, Über den feineren Bau der Stärkekörner. Verh. d. naturhist.-med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. V. p. 89—102.

1894. O. Bütschli, Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen. Ibid. p. 230—292. 3 Taf.

1898. O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig. 27 Taf.

1900. O. Bütschli, Untersuchungen über die Mikrostrukturen des aus dem Schmelzfluss erstarrten Schwefels etc. Leipzig. 4 Taf.

1900. O. Bütschli, Untersuchungen über die Mikrostruktur künstlicher und natürlicher Kieselsäuregallerten (Tabaschir, Hydrophan, Opal). Verh. des naturhist.-med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. VI. p. 287—347. Taf. V—VII.

1887. V. v. Ebner, Über den feineren Bau der Skeletttheile der Kalkschwämme, nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitzungsber. d. kais. Akad. Wien. Math.-phys. Kl. Abth. I. Bd. XCV. p. 55—148. 4 Taf.

1872. E. Haeckel, Die Kalkschwämme. Zwei Bde. Mit Atlas. Berlin.

1864. A. Kölliker, Icones histiologicae. 1. Abth. Der feinere Bau der Protozoën. 9 Taf. Leipzig.

1859. H. Rose, Über die verschiedenen Zustände der Kieselsäure. Ann. Physik u. Chemie. Bd. CLXXXIV. p. 1—39.

1846. F. v. Schaffgotsch, Über das specifische Gewicht der Kieselerde. Ibid. Bd. CXLIV. p. 147—158.

1860. M. Schultze, Die Hyalonemen. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der Spongien. 5 Taf. Bonn.

1863. M. Schultze, Die Struktur der Diatomeenschalen, verglichen mit gewissen aus Fluorkiesel künstlich darstellbaren Kieselhäuten. Verh. des naturhist. Vereins der Preuß. Rheinl. u. Westf. Bd. XX. p. 1—42. Taf. I.

1887. F. E. Schulze, Report on the Hexactinellidae. The voyage of H. M. S. Challenger. Zoology. Vol. XXI.

1879. W. J. Sollas, On Plocamia plena, a new Species of Echinonematous Sponge. Ann. a. magaz. nat. history (5). Vol. IV. p. 44 - 53. Pl. VI—VII.

1885. W. J. Sollas, On the physical characters of calcareous and siliceous Sponge spicules and other structures. Scientif. proceed. roy. Dublin Soc. (N. S.) Vol. IV. p. 374—392. Pl. XV.

1888. W. J. Sollas, Report on the Tetractinellida. Challenger Reports. Zool. Vol. XXV.

1884. J. Thoulet, Sur les spicules silicaux des éponges vivants. Compt. rend. Ac. sc. Paris. Tome XCVIII. p. 1000—1001.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX.

Fig. 1. Leucandra aspera. Große Stabnadel. Schwach erhitzt bis zum Weißwerden. Darauf zertrümmert und die Fragmente in Kanadabalsam aufgestellt. Bruchtheil einer solchen Nadel im optischen Längsschnitt. Sehr schöner gleichmäßiger feinwabiger Bau. Die Schichtung tritt deutlich hervor. Obj. 2. Oc. 8. Einstellung tief auf den mittleren Durchschnitt. Vergr. 4300.

Fig. 2. Leucandra aspera. Große Stabnadel, aus demselben Präparat wie Fig. 1. Dünnes Bruchstück, das einen recht guten Querschnitt einer Nadel darstellt. Obj. 2, Oc. 6. Vergr. 2680. Schichtung gut ausgeprägt, zeigt deutlich die Abwechslung dunklerer und hellerer Schichten (doch handelt es sich nicht um die letzten feinsten Schichten, sondern um dickere Zonen, s. Text p. 273). Schöner feiner und gleichmäßiger Wabenbau, der bis zum Centrum geht, ohne dass etwas von einem Achsenkanal oder Achsenfaden zu bemerken ist. Einstellung tief auf die obere Grenzfläche des Schnittes.

Fig. 3. Kalkspat von Auerbach (Bergstraße). 2^h stark geglüht und sicher durchaus in CaO umgewandelt. Dünnes blattförmiges Fragment in Kanadabalsam eingebettet und durchaus gaserfüllt. Wabenbau sehr schön. Obj. 2, Oc. 8.

Vergr. 4300. Einstellung gerade tief auf die untere Grenzfläche. Blende mäßig verengt.

Fig. 4. Leucandra aspera. Dasselbe Präparat wie Figg. 1—2. Kleines sehr dünnes Bruchstück einer großen Stabnadel. Dasselbe stellt einen kleinen Theil eines radiären Längsschnittes durch die Nadel dar, wie sich aus der längsziehenden Schichtung ergiebt. Die Abwechslung dunklerer, etwas feiner wabiger und hellerer etwas gröber wabiger Schichten ist deutlich. Der Wabenbau überhaupt sehr gut ausgeprägt. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 4300. Einstellung gerade tief auf die untere Grenzfläche.

Fig. 5. Tethya lyncurium. Einige mit schwacher Flusssäure isolirte Centralfäden, die nach dem Auswaschen mit Wasser unter dem Deckglas mit MILLON's Reagens in der Wärme behandelt wurden. Die stark aufgequollenen und platt ausgebreiteten Fäden sind da, wo sie sich berührten und überdeckten, zum Theil netzig zusammengeflossen, sowie durch und durch sehr schön feinschaumig strukturirt; dabei schön roth gefärbt. Obj. 2, Pr. Oc. 4. Vergr. 1300. Einstellung gerade tief.

Fig. 6. Geodia placenta. Mit schwacher Fluorwasserstoffsäure isolirter Achsenfaden. Ausgewaschen, aufgetrocknet und darauf unter dem Deckglas mit MILLON's Reagens in der Wärme behandelt; schön roth. Der Faden gequollen, einreihig schaumig und die auf einander folgenden Alveolen sehr verschieden angeschwollen. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 1730. Einstellung tief.

Fig. 7. Geodia placenta. Stumpfspitzige Stabnadel, die mit 10⁰/₀iger Salzsäure durch Kochen isolirt. Mit Methylenblau behandelt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Die Nadel erscheint ganz blass blau. Optischer Längsschnitt des stumpfen Endes. Deutliche Schichtung, in der inneren Partie mit Andeutung von wabigem Bau. Auch der Achsenfaden (*a*) ist deutlich wabig strukturirt und die Waben seines Endes sogar mit Gas erfüllt. Es ist dies die einzige Nadel, die mir begegnete, an der sich direkt etwas von wabigem Bau erkennen ließ. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 3200. Einstellung tief auf den optischen Horizontalschnitt.

Fig. 8. Geodia placenta. Nadeln schwach geglüht, bis weiß geworden, darauf in Kanadabalsam in feine Fragmente zertrümmert. Ganz dünnes Fragment einer abgeblätterten Schicht. Wabenstruktur sehr schön mit einigen ganz deutlichen Sphärenbildungen (*a*). Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 3200. Einstellung gerade tief.

Fig. 9. Geodia placenta. Ganz kleines dünnes Fragment einer schwach geglühten Nadel in Kanadabalsam. Wabenbau schön mit Andeutung der Schichtung. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 4300. Blende mäßig. Einstellung gerade tief.

Fig. 10. Geodia placenta. Ganz dünnes Fragment einer schwach geglühten Nadel. Einschichtiger Wabenbau. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 4300. Einstellung gerade tief. Kanadabalsam. Blende ziemlich weit.

Tafel XX.

Fig. 1. Geodia placenta. Ein Klumpen von Achsenfäden, die mit Fluorwasserstoffsäure isolirt, darauf ausgewaschen, aufgetrocknet und mit MILLON's Reagens unter dem Deckglas gefärbt. Die Fäden sind dabei stark aufgequollen und verklebt bis verschmolzen. Fast alle sehr schön perlschnurförmig umgebildet, wie Fig. 6, Taf. XIX. Obj. 8, Pr. Oc. 4. Vergr. 450. Einstellung tief.

Fig. 2. Geodia placenta. Nadel schwach geglüht, in Kanadabalsam zertrümmert. Fragment eines guten Querschnittes. Durchaus blasig-wabig mit deutlicher Erhaltung der Schichtung. *a* der Achsenkanal. In dem feineren Wabenwerk hier und da auch größere, mehr blasige Hohlräume. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 3200.

Fig. 3. Tethya lyncurium. Nadelquerschnitt. Mit MILLON's Reagens behandelt und darin untersucht und photographirt. Schichtung mit Abwechslung heller und dunkler Schichten deutlich, eben so der dreieckige Achsenkanal. Ob der Achsenfaden noch vorhanden, ist fraglich. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 1730. Einstellung etwas verschieden, da wahrscheinlich die obere Grenzfläche, auf die eingestellt wurde, etwas schief verlief; es geht dies schon daraus hervor, dass die dunklen und hellen Schichten der einen Seite in die hellen und dunklen der anderen übergehen.

Fig. 4. Tethya lyncurium. Nadelquerschnitt, mit MILLON's Reagens behandelt. Der Achsenfaden schön roth gefärbt. In Wasser. Der Achsenfaden und -Kanal deutlich dreieckig mit abgestumpften Ecken. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 1730. Einstellung hoch. Da der Axialfaden stärker lichtbrechend ist als die Kieselsubstanz, so erscheint er heller als diese.

Figg. 5 u. 6. Geodia placenta. Stumpfspitzige Nadel, deren Achsenfaden etwas mit Methylenblau gefärbt ist. Fig. 5, stumpfes Ende. Schichtung gut. Fig. 6, das spitze Ende einer eben solchen Nadel. Obj. 2, Pr. Oc. 4. Vergr. 800. Einstellung auf den axialen optischen Horizontalschnitt.

Figg. 7 u. 8. Tethya lyncurium. Dünne Stabnadel, die schwach erhitzt bis sie braun geworden. Der Achsenfaden tief schwarz verkohlt. Dies tritt besonders deutlich auf Fig. 8 hervor, da hier die Stelle photographirt ist, wo der Achsenfaden endigte, und der leere Centralkanal begann. Die an den Centralfaden grenzenden Schichten der Kieselsubstanz deutlich wabig. Obj. 2, Oc. 8. Vergr. 1730. Einstellung tief auf optischen Horizontalschnitt durch den Faden.

Tafel XXI.

Fig. 1. Große Stabnadel von Geodia placenta mit schwacher Fluorwasserstoffsäure behandelt. Das eine Ende der Nadel ist zerstört und tief trichterförmig ausgehöhlt. Der Achsenfaden des zerstörten Theiles der Nadel freigelegt.

Fig. 2. Große Stabnadel von Tethya lyncurium mit schwacher Flusssäure behandelt. Die Auflösung der Kieselsubstanz hat in der mittleren Partie der Nadel begonnen und unter Bildung einiger eingefressenen Löcher schließlich zur Lösung der mittleren und inneren Partie der Nadel geführt. Dabei wurde die betreffende Strecke des Achsenfadens freigelegt.

Fig. 3. Tethya lyncurium. Stück einer großen Stabnadel, das 4^h auf dem Wasserbad mit 35%iger Kalilauge erhitzt wurde. Die Kieselsubstanz des einen Endes des Stückes stark ausgefressen und zackig, indem die abwechselnden Schichten von der Lauge in sehr verschiedenem Grade angegriffen worden sind. Der Achsenfaden ist noch ziemlich gut erhalten.

Fig. 4. Tethya lyncurium. Bruchstück einer Stabnadel, die durch Zerzupfen der Marksubstanz des Schwammes in Wasser isolirt wurde. Aus dem Bruchende der Nadel ragt der Achsenfaden ein Stück weit frei hervor und zeigt seine dreikantige Beschaffenheit.

Fig. 5. Tethya lyncurium. Bruchstück einer Stabnadel, die 4^h auf dem Wasserbad mit 35%iger Kalilauge erhitzt wurde. Die inneren und äußeren Schichten sind durch die Kalilauge aufgelöst worden, so dass der ziemlich gut erhaltene, mit Methylenblau gefärbte Achsenfaden in einer weiten Höhle liegt. Die erhaltenen äußeren Schichten mit mehreren eingefressenen Löchern.

Fig. 6. Tethya lyncurium. Theil eines durch Fluorwasserstoffsäure isolirten Achsenfadens einer großen Stabnadel. Mit $5^0/_0$iger Lösung von Na_2CO_3 erhitzt und dabei etwas aufgequollen und aufgeknäuelt. Die so sichtbar werdenden optischen Querschnitte der Umbiegungsstellen zeigen die dreiseitige Form des Fadens deutlich.

Fig. 7. Geodia placenta. Durch schwache Fluorwasserstoffsäure isolirter Achsenfaden einer Ankernadel. Der eine der Ankeräste des Achsenfadens gegen das Ende gegabelt.

Fig. 8. Geodia placenta. Theil eines Achsenfadens einer schwach geglühten Nadel, durch Fluorwasserstoffsäure isolirt. Der Achsenfaden ist schwärzlich verkohlt und zeigt deutlich eine einreihig alveoläre Struktur.

Fig. 9. Tethya lyncurium. Bruchstücke einer Stabnadel, die zerrieben und ca. 2^h mit $89^0/_0$iger Schwefelsäure gekocht war. Auf Objektträger aufgetrocknet. Zeigt deutlich, dass der Achsenfaden erhalten. Die Achsenfäden fast durchweg schön quergebändert.

Fig. 10—12. Tethya lyncurium. Große Stabnadeln aus den Bündeln der radiärfaserigen Marksubstanz. Die in Alkohol konservirten Schwammstückchen wurden in einer mit Essigsäue angesäuerten wässrigen Dahlialösung gefärbt. in besonderer Weise fixirt und darauf in Kanadabalsam zerzupft. Der Achsenfaden zerbrochener oder geöffneter Nadeln meist sehr intensiv gefärbt. Die Figuren zeigen Theile großer dünner Stabnadeln, in denen der Achsenfaden etwas geschrumpft ist, so dass er den Kanal nicht mehr ganz erfüllt. Zwischen dem Achsenfaden und der Wand des Kanals finden sich in regelmäßigen Abständen stark gefärbte zellenartige Körper, die bald unregelmäßig plattenartig erscheinen (Fig. 10), bald mit reich verästelten Ausläufern versehen sind, die den Achsenfaden umgürten (Figg. 11—12). In Fig. 12 war der Achsenfaden an einer Stelle gerissen, so dass ein reich verästelter Körper ganz frei lag.

Fig. 13. Tethya lyncurium. Bruchstück einer Nadel, die mit koncentrirter Schwefelsäure und etwas Chromsäure auf dem Objektträger erhitzt wurde. Achsenfaden vielleicht theilweise zerstört. Derselbe verengt sich an einer Stelle ganz plötzlich und zeigt dabei die dreikantige Beschaffenheit sehr deutlich.

Fig. 14. Tethya lyncurium. Fein zerriebene Nadeln mit Millon's Reagens erhitzt. Die Achsenfäden häufig roth gefärbt. Kleines Bruchstück einer Nadel, die längs durchgebrochen, so dass Bruchstücke des Achsenfadens frei liegen.

Fig. 15. Tethya lyncurium. Querschnitt des Achsenfadens einer großen Stabnadel mit Andeutung von alveolärer Struktur.

Figg. 16—17. Geodia placenta. Fig. 16 Querschnitt eines Achsenfadens mit Andeutung von Struktur. Fig. 17 Querschnitt einer kleineren oder jüngeren Nadel mit dreiseitigem Achsenfaden und noch entsprechend dreiseitigem Umriss der Nadel.

Fig. 18. Geodia placenta. Endtheil eines mit schwacher Fluorwasserstoffsäure isolirten, ziemlich dicken Achsenfadens (wahrscheinlich aus dem spitzeren Ende einer großen Stabnadel). Der Faden deutlich dreikantig und mit zahlreichen Anschwellungen versehen.

Fig. 19. Geodia placenta. Querschnitt einer Nadel mit schön dreiseitigem Achsenfaden, dessen drei Kanten regelmäßig abgestumpft (vgl. Fig. 4. Taf. XX). Schichtung der Kieselsubstanz angedeutet.

Fig. 20. Leucandra aspera. Sehr dünnes Bruchstück einer bis zum Weißwerden erhitzten großen Stabnadel. Feinwabiger Bau, sowie die Abwechslung hellerer und dunklerer Schichten deutlich. Ganz ähnlich dem auf Fig. 4. Taf. XIX photographirten Fragment.

Fig. 21. Geodia placenta. Spitzes Ende einer stumpfspitzigen Stabnadel. Der Achsenfaden mit Anschwellungen, die sich auch an der Kieselsubstanz schwach ausgeprägt zeigen.

Fig. 22. Tethya lyncurium. Spitzes Ende einer stumpfspitzigen Nadel, deren Achsenfaden stark mit Dahlia gefärbt ist. Das spitze Nadelende ist geöffnet, so dass der Achsenfaden hier frei liegt.

Figg. 23—24. Tethya lyncurium. Theile zweier mit schwacher Fluorwasserstoffsäure isolirten Achsenfäden. Beide an einer etwas eingeschnürten Stelle mit einer kragen- oder manschettenartigen Bildung.

Fig. 25. Geodia placenta. Theil eines mit schwacher Fluorwasserstoffsäure isolirten Achsenfadens, an einer Stelle mit zwei Ausläufern.

Figg. 26—27. Tethya lyncurium. Lange und feine, jugendliche Stabnadeln aus der Markmasse. Der Achsenfaden, stark mit Dahlia gefärbt, läuft an dem dünneren Ende der Nadel frei aus, indem die Kieselhülle immer dünner wird und schließlich ganz aufhört. Der Faden von Fig. 26 war an diesem freien Ende gegabelt.

Fig. 28. Geodia placenta. Etwas abnorme, stumpfspitzige große Stabnadel. Der Achsenfaden gabelt sich etwas vor dem spitzen Ende, so dass dieses selbst zweispitzig ausläuft. Außerdem besitzt der Achsenfaden etwas vor der Gabelungsstelle einen unregelmäßigen Auswuchs, der einen entsprechenden Auswuchs der Kieselnadel bedingt.

Fig. 29. Tethya lyncurium. Stark geglühte Stabnadel. Die äußeren Schichten der Nadeln weit aufgebläht und von dem Inneren abgehoben. Der Achsenfaden verkohlt (schwarz). Die abgehobene äußere Schicht ist von größeren und kleineren bis feinsten Gasalveolen durchsetzt.

Studien über das Nervensystem der Lucernariden, nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe.

Von

N. Kassianow, Stud. rer. nat.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXII—XXV und 11 Figuren im Text.

Einleitung.

Während meiner Anwesenheit auf der biologischen Station zu Helgoland im Herbst 1898 sammelte ich die dort in großer Menge vorkommende Caterolophus tethys J. Clark. Es war zuerst meine Absicht, nach dem Vorschlag der Herren Prof. Dr. Chun und Prof. Dr. O. zur Strassen die Regenerationserscheinungen dieser Scyphomeduse, welche, wie es schon Meyer (1865) angegeben hat, sehr leicht regenerirt, zu studiren.

Zu diesem Zwecke habe ich auch Experimente an Craterolophus tethys angestellt, die immer positive Resultate ergaben, so dass ich die Angaben Meyer's über die außerordentlich große Reproduktionskraft der Lucernariden vollkommen bestätigen kann.

Die großen Schwierigkeiten der Untersuchung aber, welche durch die außerordentliche Kleinheit der histologischen Elemente bedingt werden, und außerdem die Einfachheit des Vorganges, entsprechend der Einfachheit der gesammten Organisation, haben mir nicht erlaubt, einigermaßen wichtige Resultate über die histologischen Details der Regeneration zu gewinnen. Dagegen gelang es mir bei den histologischen Studien, welche ich an Craterolophus tethys vornahm, bevor ich an das Studium der Regenerationserscheinungen herantrat, Einiges zu beobachten, vor Allem über das Nervensystem, was ich in der vorliegenden Arbeit mittheilen will, nachdem es durch Untersuchung anderer Vertreter der Lucernariden vervollständigt wurde.

Die Resultate meiner Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge selbst werde ich vielleicht bei späterer Gelegenheit beschreiben.

A. Das Nervensystem der Lucernariden.

Das Nervensystem, welches auch bei den meisten Tesseronien unter den Scyphomedusen noch wenig erforscht ist, wurde bei den Lucernariden bis jetzt noch nicht nachgewiesen. Die Kenntnis des Nervensystems gerade dieser Medusen ist aber von großem Interesse, weil die Lucernariden selbst eine sehr interessante Stellung im System der Acraspedota einnehmen.

Litteratur.

Von den Forschern, welche sich besonders eingehend mit dem Studium der Lucernariden beschäftigten, glaubt A. Korotnew (1876) nervöse Zellen in den Tentakeln gefunden zu haben; aber das, was er für Nervenzellen hält, sind einestheils entschieden gar keine, anderentheils ist ihre nervöse Natur sehr fraglich.

O. Taschenberg (1877), welcher den Lucernariden eine große Arbeit gewidmet hat, hat von dem Nervensystem derselben nichts nachweisen können und ist sogar geneigt anzunehmen, dass die Muskeln der Lucernariden ohne Vermittelung eines Nervensystems auf äußere Reize reagiren.

J. Clark (1881) fand bei Haliclystus auricula J. Clark, welchen er außerordentlich eingehend untersuchte, keine Spuren des Nervensystems. Aus dem Vorhandensein eines Gebildes aber, das er für ein Auge hält, schließt er, dass ein Nervensystem vorhanden sein müsse und das sogar in centralisirter Form. Er meint, dass die Nervenfasern zwischen den Muskeln liegen und denselben so ähnlich sein könnten, dass es schwer fällt, sie von Muskelfasern zu unterscheiden. O. Kling (1879) bemerkt in seiner histologischen Arbeit über Craterolophus tethys J. Clark nichts über das Nervensystem.

Von den späteren Forschern widmete Schlater (1891) dem Nervensystem von Haliclystus auricula J. Clark eine besondere Arbeit. Er glaubt es in den Randpapillen gefunden zu haben; dass seine Angaben jedoch nicht zutreffend sind, werde ich im Verlaufe meiner Arbeit zeigen.

Es ist durchaus nicht erstaunlich, dass das Nervensystem der

Lucernariden so vielen Forschern, die sich mit diesen Medusen eingehend beschäftigten, entging; denn auf Schnitten, selbst den dünnsten, ist es außerordentlich schwer, das Nervensystem zu entdecken. Auch meine Untersuchungen blieben desshalb lange ganz erfolglos. Erst auf einem Macerationspräparat von der exumbrellaren Gallerte von Craterolophus tethys gelang es mir einen Nervenplexus zu finden.

Als ich dann meine Untersuchungen während eines Aufenthaltes auf der biologischen Station der Insel Tatihou (St.-Vaast, Bretagne) auf zwei von den anderen Lucernaridengattungen, nämlich Lucernaria campanulata Lmx. und Haliclystus octoradiatus J. Clark ausdehnte, bekam ich von dem Nervensystem noch mehr zu sehen.

Die Vertheilung des Nervengewebes ließ sich auf Schnitten von Haliclystus octoradiatus und Lucernaria campanulata, welche sich als etwas günstiger — besonders die erstere — erwiesen, feststellen. Die histologischen Elemente des Nervensystems gelang es an macerirten Lucernaria campanulata, zum Theil aber auch an Craterolophus tethys genauer zu studiren.

Methoden.

Die Methoden, die ich bei der Untersuchung angewendet habe, bestanden aus Anfertigung von Schnittserien verschiedenartig konservirter Thiere und in Macerationspräparaten, welche nach der von O. und R. Hertwig (1879) angegebenen Methode (Maceriren in dem Gemisch von 1 Theil 0,05 %iger Osmiumsäure und 1 Theil 0,2 %iger Essigsäure) hergestellt waren.

Zur Fixirung der Lucernariden für Schnitte diente Chromessigsäure, Pikrinschwefelsäure, Sublimat und 70 %iger Alkohol (zu gleichen Theilen) und Sublimat allein, wobei alle diese Flüssigkeiten sich als günstig erwiesen haben, Pikrinschwefelsäure (allein oder mit Zusatz von Osmiumsäure) noch besser als die übrigen. Dagegen ergab Platinchlorid, das Antipa (1891) in seiner Arbeit empfiehlt, sehr unbefriedigende Resultate.

Zur Färbung benutzte ich meist Delafield's Hämatoxylin in Kombination mit Eosin. Diese Färbung gab für das Studium der Muskulatur und besonders des Nervensystems, welche beide durch Eosin von den übrigen Theilen different gefärbt werden, sehr günstige Bilder.

Außer diesen Methoden versuchte ich noch die Färbung der Thiere mit Methylenblau im vitalen Zustande anzuwenden. Zur

Fixirung der Farbe, so wie der Thiere selbst, verwendete ich koncentrirte Sublimatlösung, in welcher 10 % molybdänsaures Ammoniak gelöst waren, da beim alleinigen Fixiren mit molybdänsaurem Ammoniak, nach dem üblichen Verfahren, die Epithelien vollständig macerirt wurden. Diese Versuche ergaben jedoch keine günstigen Resultate, da alle histologischen Elemente von Methylenblau gleichmäßig gefärbt wurden. Aber vielleicht kann man doch zu Resultaten kommen, wenn man noch mehr Zeit und Geduld verwendet als ich, und vor Allem, wenn man dabei mehr auf die subumbrellare Seite der Armspitzen achtet, wo das Nervensystem koncentrirt ist, wie ich zeigen werde.

Auf die Beschreibung des allgemeinen Körperbaues verzichte ich. Über diesen kann man sich eingehender unterrichten aus den zum Theil schon erwähnten Arbeiten von KOROTNEW (1876), TASCHENBERG (1877), KLING (1879), CLARK (1881), ANTIPA (1891) und HAECKEL (1879).

Nach diesen einleitenden Worten wende ich mich nunmehr zur Beschreibung des Nervensystems.

Dasselbe besteht der Hauptsache nach aus einem ektodermalen Nervenplexus, welcher sich über die ganze exumbrellare Wand ausbreitet und aus dem Nervenepithel des subumbrellaren Ektoderms, welches sich an gewissen Stellen vorfindet. Fernerhin enthalten auch die Nesselbatterien, Tentakel, Randpapillen, Muskeln und das Entoderm des Gastralraumes Nervenelemente. Diese einzelnen Fundorte der Nerven im Lucernaridenkörper sollen der Reihe nach beschrieben werden.

1. Exumbrella.

Den exumbrellaren Nervenplexus studirte ich an Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys, besonders an der ersteren.

Der exumbrellare Nervenplexus von Lucernaria campanulata.

Der exumbrellare Nervenplexus wird von bipolaren Ganglienzellen und von Fortsätzen der Sinneszellen gebildet. Die ganze linke Hälfte der Taf. XXII (Fig. 1) stellt denselben so dar, wie er auf meinen Präparaten in Flächenansicht erscheint. Solche Präparate wurden in der Weise angefertigt, dass einzelne Epithelstücke, welche in Folge der Maceration von der exumbrellaren Wand abgefallen waren, unter dem Deckgläschen zerklopft wurden.

Die Ganglienzellen (Fig. 1 gz_1, gz_2, gz_3; Fig. 5 gz, Taf. XXII) haben einen spindelförmigen Protoplasmaleib mit Kern. An beiden Polen gehen sie in zwei sehr lange, feine Fasern über. Ganglienzellen mit mehr als zwei Fasern habe ich bei Lucernaria campanulata nicht beobachtet; somit sind alle Ganglienzellen derselben bipolar, im Gegensatz zu Craterolophus tethys, welche, wie wir sehen werden, auch tripolare besitzt. Bei einigen Ganglienzellen ist der Protoplasmaleib viel höher und der cylinderförmigen Gestalt gewöhnlicher Epithelzellen ähnlicher (Fig. 1 gz_2, Taf. XXII). Solche Zellen müssen auch epithelial liegen und stellen wahrscheinlich Übergangsformen zwischen gewöhnlichen Epithelzellen, welche auch fadenförmige und zuweilen sehr lange Fortsätze besitzen (Taf. XXII, Fig. 1 *b*, *f*, *g*, *i*). und typischen Ganglienzellen vor.

Die fadenförmigen Fortsätze der Ganglienzellen erreichen eine sehr große Länge, sind sehr fein und besitzen stets sehr viele, ziemlich starke Anschwellungen (Varicositäten). Die Fortsätze sind gewöhnlich unverzweigt, nur einmal wurde eine Ganglienzelle mit verzweigten Fortsätzen beobachtet. Ein Fortsatz gabelte sich in zwei, von denen einer nach kurzem Verlauf sich wiederum gabelte.

Besonders charakteristisch für die Ganglienzellen ist der Umstand, dass sie in überwiegender Zahl der Fälle (vielleicht 80%) nicht einen, sondern zwei, neben oder ziemlich weit von einander liegende Kerne enthalten (Taf. XXII, Fig. 1 gz_3, gz_4). Die beiden Kerne besitzen je einen Nucleolus und sind meist von gleicher, seltener ungleicher Größe, rund oder oval. Zuweilen stehen die Längsachsen der ovalen, neben einander liegenden Kerne unter einem spitzen Winkel zu einander. Gelegentlich war nur ein Kern von biskuitförmiger Gestalt vorhanden, der vielleicht im Begriff war, sich in zwei Hälften durchzuschnüren (Taf. XXII, Fig. 5). Es liegt hier möglicherweise eine amitotische Kerntheilung vor. Etwas, was auf Zelltheilung hindeuten könnte, habe ich dabei nicht finden können. Diese Eigenthümlichkeit der Ganglienzellen ist, wie aus der Litteratur hervorgeht, allen Cölenteraten gemeinsam. R. und O. HERTWIG (1878, 1879) haben das Gleiche bei den Actinien und den Medusen konstatirt, bei welchen »wohl die Hälfte aller Ganglienzellen zwei Kerne besitzt«. SCHAEPPI (1898) beschreibt in der jüngst erschienenen Arbeit über das Nervensystem der Siphonophoren zwei Kerne in den Ganglienzellen. CLAUS (1878) erwähnt bei Charybdea marsupialis das Vorkommen zweier Kerne in einer Ganglienzelle. Endlich giebt

C. Schneider (1890) auch für Hydra an, dass ihre Ganglienzellen zwei Kerne, aber nur im Jugendzustand, besitzen.

Es ist mir gelungen, direkte Verbindungen der Ganglienzellen mit den Epithelzellen nachzuweisen. Die Art der Verbindung wird weiter unten genau beschrieben werden.

Die andere Form der Nervenzellen des exumbrellaren Ektoderms sind die Sinneszellen (Taf. XXII, Fig. 1 *sz*; Fig. 4 *sz*). Dieselben sind in das Epithel eingeschaltet. Man kann zwei Arten derselben unterscheiden. Die einen (Taf. XXII, Fig. 1 sz_1) sind etwa dreieckig; der distale Theil ist dünn, der basale breit und in diesem liegt der ansehnliche Kern. Von der Basis entspringen zwei sehr feine nervöse Fasern. Die andere Art (Taf. XXII, Fig. 1 sz_2, sz_3) ist spindelförmig, indem der basale, unterhalb des Kernes liegende Theil ebenfalls dünn, faserartig ist und sich erst dann unter einem nahezu rechten oder spitzen Winkel in zwei Fasern theilt. Die letzteren sind sehr lang, geben oft Seitenzweige ab (Taf. XXII, Fig. 1 sz_1, Fig. 4 *sz*) und besitzen stets sehr viele Varicositäten.

Bei den Sinneszellen fand ich, im Gegensatz zu den Ganglienzellen, nur einmal zwei Kerne. Der Kern ist ziemlich groß, oval. Abweichend von den Sinneszellen anderer Cölenteraten, z. B. der Actinien, besitzen die der Lucernariden keine Sinneshaare. Der Reiz wird durch den fadenförmigen, sehr langen, aus dem Epithel etwas herausragenden distalen Theil der Zellen selbst unmittelbar empfangen (Taf. XXII, Fig. 2). Einmal fand ich eine Sinneszelle, deren basaler Theil aus dem Epithel herausgerückt war. Der distale faserartige Theil stieg zwischen die Epithelzellen empor, der basale, mit der spindelförmigen Anschwellung dagegen lag horizontal zwischen den Basen der Epithelzellen. Solche Zellen könnte man als Übergangsformen zu Ganglienzellen betrachten. Sonst sind die Sinneszellen denen der übrigen Cölenteraten sehr ähnlich.

Bei Lucernaria campanulata ist diese nervöse Zellenart in größerer Zahl vorhanden, als die Ganglienzellen. Eine direkte Verbindung beider mit einander konnte ich nicht beobachten, was wahrscheinlich nur darauf zurückzuführen ist, dass so feine Nervenfasern im Fasergeflechte sehr schwer zu verfolgen sind; wenn dieselben aber mehr von einander isolirt sind, so sind sie stets zum Theil abgerissen. Verbindungen einzelner Nervenfasern unter einander konnte ich jedoch beobachten. Direkte Verbindung der Sinneszellen mit den gewöhnlichen Epithelzellen konnte ich dagegen sicher feststellen (Taf. XXII, Fig. 4).

Die nervösen Ausläufer der Ganglien- und Sinneszellen, welche man von diesen Zellen gewöhnlich abgerissen findet, besitzen, wie bemerkt, beständig Varicositäten und bilden auf den Präparaten ein manchmal sehr ansehnlich entwickeltes Geflecht, wie es Fig. 1 der Taf. XXII darstellt.

Ich habe mich besonders bemüht, die Art, in welcher die Nervenzellen mit den übrigen Epithelzellen sich verbinden, festzustellen und desshalb jede solche Verbindung, die ich auf den Präparaten fand, abgebildet. Es war dies um so wichtiger, als sich in der Litteratur nicht viel davon findet. Bei der Kleinheit der Zellen und der Feinheit der Nervenfasern ist dies keine leichte Aufgabe, welche ich desshalb nur unvollständig zu lösen vermochte. Dabei wurde beobachtet, dass die Nervenfaser an die Basis der Epithelzelle herantritt und hier mit einer punktartigen Anschwellung endigt. Eine solche Verbindung ist auf Fig. 5 (Taf. XXII) abgebildet. Dass die Nervenfaser nicht zufällig an der Zelle lag, habe ich durch starkes Klopfen an das Deckgläschen konstatirt, indem die Zelle dabei ihre Lage vielmals veränderte, aber immer in Verbindung mit der Nervenfaser blieb — ein Verfahren, welches ich bei solchen Prüfungen stets verwendete. Ein Zusammenhang durch einfache Verklebung würde bei so starkem Erschüttern, besonders da die Nervenfaser am Rande der Zelle lag und die Verklebungsfläche also sehr gering war, ohne Zweifel aufgehoben. In den meisten Fällen aber endet die Nervenfaser an der Epithelzelle nicht, sondern zieht nach der Verbindung mit derselben weiter (Taf. XXII, Fig. 1 *a*, *c*, *l*) und verbindet sich mit mehreren anderen Zellen, was ich zuweilen beobachten konnte. In diesem Falle findet die Verbindung der Nervenfaser mit der Zelle nicht nur an einer, sondern an mehreren Stellen statt. Auf Fig. 1, Taf. XXII ist eine solche Zelle (*c*) abgebildet. Dieselbe zeigt längsverlaufende Kanten, welche man sehr deutlich auch an anderen abgebildeten Zellen (Fig. 4, Taf. XXII) sehen kann, und über diese Kanten (vielleicht besser als Rippen zu bezeichnen) zieht die Nervenfaser, immer durch dunkle Punkte. Dass diese Punkte nicht nur optische Erscheinungen sind, wie sie durch Aneinanderlegen zweier Linien entstehen, beweisen die Zellen, welche keine Fasern haben und trotzdem die schwarzen Punkte an ihrer Basis tragen (Taf. XXII, Fig. 1 *b*, *a*, *f*; Fig. 4). Diese Punkte können in einer oder zwei Reihen am Basalrand der Zelle stehen (Taf. XXII, Fig. 1 *n*) oder seltener unregelmäßig vertheilt sein. Einmal konnte ich bemerken, dass zwei Nervenfasern durch zwei solche Punktreihen einer Epithelzelle durchgingen, somit eine Epithelzelle mit mehr als einer Nervenfaser verbunden sein kann. An einer anderen Zelle (Taf. XXII, Fig. 6) ging von jedem der am Basalrande sich befindenden Punkte eine Faser aus. In diesem Falle bin ich jedoch in Zweifel, ob es nicht basale Fortsätze der Zelle selbst sind. Wenn die Punkte an dem Rande der Zellbasis stehen, zieht die Nervenfaser gewöhnlich entlang dem Rande (Taf. XXII, Fig. 1 *a*, *n*). Manchmal schien mir, als ob die Nervenfasern sich auch am oberen Rande der Zelle mit derselben verbinden können (Taf. XXII, Fig. 1 *e*) oder auch nahe dem oberen Rande.

Verzweigungen der Nervenfasern an ihren Verbindungsstellen mit den Zellen habe ich niemals finden können.

Nur selten findet man indifferente Ektodermzellen ohne Fortsätze; es ist sogar wahrscheinlich, dass alle Zellen Fortsätze besitzen und dass das Fehlen derselben bei einigen Zellen nur ihrem schlechten Erhaltungszustand zuzuschreiben ist. Die Zellfortsätze sind ziemlich verschieden und können eine ansehnliche Länge erreichen. Unter den Epithelzellen des exumbrellaren Ektoderms kann man drei Formen unterscheiden. Einmal sind es lange, annähernd cylinderförmige Zellen, mit deutlich vorspringenden Rippen (Taf. XXII, Fig. 1 *a*, *b*, *c*, *f*, *n*; Fig. 4). Diese Zellen tragen nur an der Basis Fortsätze, welche sehr fein und lang sein können (*b*, *g*). Sie kommen nur an den Stellen des Ektoderms vor, an denen die Drüsenzellen angehäuft sind (Taf. XXII, Fig. 2), und an dem Stiel der Lucernariden, wo das Epithel auch etwas höher ist, als auf den übrigen Stellen des Körpers. Die Zellen der zweiten und dritten Form sind viel kleiner und im Ganzen von kubischer Gestalt. Bei einer derselben sind die Fortsätze nur auf die Basis der Zelle beschränkt (Taf. XXII, Fig. 1 *h*, *k*, *l*). Bei der anderen Zellform entspringen dieselben von verschiedenen Stellen des Zellenleibes, wodurch sie wie stachelig aussehen (Taf. XXII, Fig. 1 *m*). Solche Zellen greifen mit ihren Fortsätzen in einander; manchmal schien es mir sogar, dass die Fortsätze mit einander verbunden waren. Irgend welche Regelmäßigkeit in der Vertheilung dieser zwei letzten Zellformen konnte ich nicht konstatiren, vielmehr kommen sie zusammen vor und scheinen dieselben Beziehungen zu dem Nervenplexus zu haben. Die Nervenfasern treten auch bei allen solchen mit Fortsätzen versehenen Zellen an den Zellenleib selbst, häufig aber verbinden sie sich mit dessen Fortsätzen. Dabei legen sich in einigen Fällen die Zellfortsätze auf die Nervenfasern, wie Finger an, wie es auf der Fig. 1, Taf. XXII an der

Zelle *l* zu sehen ist. Manchmal hat die Zelle nur einen Fortsatz (Fig. 1 *i*), welcher unter Bildung einer Anschwellung an die Nervenfaser sich anlegt. Auch die Zelle *k* der Fig. 1 stellt eine solche Verbindung dar. Trotz der Kleinheit der Verbindungsfläche war die Verbindung so fest, dass bei starkem und andauerndem Klopfen auf das Deckgläschen die Nervenfaser von der Zelle nicht losgetrennt werden konnte. Fig. 7 der Taf. XXII zeigt gleichfalls eine solche Verbindung einer Nervenfaser mit dem Zellenfortsatze. Zwar konnte ich mich in diesem Falle nicht durch Klopfen von der Festigkeit der Verbindung überzeugen, doch beweisen die Krümmung und die Richtung des Fortsatzes und der Faser, dass die Faser angespannt ist, und die ganze Verbindung somit eine sehr feste ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass alle gewöhnlichen Epithelzellen mit Nervenfasern in Verbindung stehen oder stehen können. Die Verbindung aber der Nematocystenzellen mit den Nervenfasern konnte ich bei Lucernaria campanulata nicht konstatiren. Das Vorkommen einer solchen halte ich jedoch desshalb nicht für ganz ausgeschlossen, da bei der Leichtigkeit, mit welcher die feinen Fasern abgerissen werden können, und bei der verhältnismäßigen Seltenheit der Nematocystenzellen wenig Chancen bestehen, dass die Verbindung erhalten bleibt. Bei Craterolophus tethys konnte ich eine leider sehr unsichere Andeutung einer solchen finden. Die Nematocystenzellen besitzen hier ebenfalls Fortsätze an ihrer Basis und diese waren Nervenfasern angelagert.

Außer den gewöhnlichen Epithel- und Nematocystenzellen kommen noch Drüsenzellen vor (Fig. 2 *Dz*, Taf. XXII). Dieselben waren aber auf den Macerationspräparaten kaum zu finden wegen ihrer geringen Erhaltungsfähigkeit.

Meine weitere Aufgabe war es nun, festzustellen, welchen Nervenzellen die mit den Epithelzellen verbundenen Nervenfasern angehören. Diese Frage kann ich dahin beantworten, dass sowohl Ganglienzellen als auch Sinneszellen die übrigen Ektodermelemente innerviren können. Fig. 5, Taf. XXII stellt eine solche Verbindung einer gewöhnlichen Epithelzelle mit einer Ganglienzelle dar. Die Verbindung war eine direkte. Nur einmal beobachtete ich eine der schon erwähnten Ganglienzellen mit verzweigten Fortsätzen, von denen jeder mit einer Epithelzelle in Verbindung trat. Auf diese Weise schienen drei Epithelzellen von einer Ganglienzelle innervirt zu werden. Leider konnte ich mich in diesem Falle nicht durch Klopfen überzeugen, ob die Verbindung ganz zweifellos war.

Eben so innerviren auch Sinneszellen die Epithelzellen, und zwar geschieht hier die Verbindung auf dieselbe Weise wie bei den Ganglienzellen. Eine Sinneszelle kann mit mehreren Epithelzellen zugleich verbunden sein, wie es Fig. 4, Taf. XXII darstellt.

Um die Vertheilung der beschriebenen Nervenelemente in dem exumbrellaren Ektoderm festzustellen, habe ich einzelne Partien aus der exumbrellaren Körperwand herausgeschnitten und für sich macerirt. Dabei wurde gefunden, dass nicht überall die Nervenzellen in gleicher Menge vorkommen. In einigen ektodermalen Epithelstücken konnte ich nur vereinzelte Sinnes- und Ganglienzellen finden, in anderen dagegen waren sie in größerer Menge vorhanden und bildeten einen reichen Nervenplexus. Von dieser Unregelmäßigkeit abgesehen sind aber die Nervenzellen über die ganze Exumbrella vertheilt. Wenigstens habe ich Theile der exumbrellaren Wand der Arme, der oberen, mittleren und unteren Theile der verschiedenen Oktanten der Becherwand und endlich des Stieles für sich macerirt und untersucht und überall Nervenzellen in größerer oder kleinerer Menge gefunden. Eben so enthält das Ektoderm der Haftscheibe des Fußes, welches, seiner Funktion entsprechend, eigenthümlich modificirt ist, Nervenzellen. Wenigstens habe ich eine Sinneszelle, noch mit den übrigen Epithelzellen der Fußscheibe verklebt, finden können. Die Nervenzellen haben vermuthlich hier den Zweck, die in großen Mengen vorkommenden Drüsenzellen zur Ausscheidung ihres klebrigen Sekretes, mittels dessen die Anheftung geschieht, zu veranlassen.

Das, was ich über Vertheilung der Nervenzellen auf Macerationspräparaten finden konnte, habe ich, nachdem die Form der Nervenzellen mir bekannt war, auch auf Schnitten bestätigt gefunden.

Das Ektoderm der exumbrellaren Wand des Bechers besteht aus niedrigen kubischen Zellen (auf Schnitten betrachtet), von 3,6 μ Höhe. Die Zellen, welche dieses Epithel zusammensetzen, sind die kubischen, mit zahlreichen Fortsätzen versehenen indifferenten Ektodermzellen, welche schon beschrieben und auf Fig. 1 (*h*, *k*, *m*), Taf. XXII abgebildet sind. Auf dem Stiel wird das Ektoderm etwas höher (5,1 μ).

Sowohl auf der Becherwand, als auch auf dem Stiel findet man kleine Drüsenflecke (Fig. 2, Taf. XXII), welche aus einer Anhäufung von Drüsenzellen bestehen. Diese Flecke sind schon mit dem unbewaffneten Auge als weißliche, längliche oder spindelförmige Stellen sichtbar. Ihr Epithel ist drei bis viermal höher, als das der übrigen Fläche, und besteht aus den Drüsenzellen (*Dz*), gewöhnlichen hohen Epithelzellen, wie sie auf der Taf. XXII, Fig. 1 (*a*, *b*, *c*, *f*, *g*, *n*) abgebildet sind, und aus Sinneszellen, und zwar aus den hohen, spindelförmigen (Taf. XXII, Fig. 1 Sz_2, Sz_3, Fig. 2). Die Sinneszellen ragen mit ihrem oberen fadenförmigen Theil aus dem Epithel heraus. In der basalen Region des letzteren, zwischen den schon erwähnten Zellen, liegen einige Kerne, welche Ganglienzellen angehören. An besonders günstigen Stellen kann man diese Ganglienzellen recht gut erkennen und selbst ihre Fortsätze eine Strecke weit verfolgen (Taf. XXII, Fig. 2 *gz*). Die Drüsenzellen sind sehr groß und becherförmig. Ihr Inhalt färbt sich nicht, weder mit Hämatoxylin noch mit Eosin, ist hell und bildet ein Maschenwerk. Der Kern liegt im Grunde der Zelle und ist von unregelmäßiger, sogar verästelter Form, vermuthlich in Folge der Schrumpfung. Außer diesen Elementen kommen hier auch Nematocystenzellen vor (Fig. 2 *Nz*, Taf. XXII). Das Vorkommen dieser Sinnes- und Ganglienzellen enthaltenden Drüsenflecke, welche man desshalb auch Drüsensinnesflecke nennen muss, auf den Armen, dem Becher und dem Fuß erhärten meine durch Maceration gemachten Befunde, dass die Nervenzellen nirgends auf der äußeren Wand des Lucernaria-Körpers fehlen.

Craterolophus tethys besitzt die gleichen Drüsenzellen, nur liegen dieselben hier nicht zu Drüsenflecken vereinigt, sondern in der Einzahl, seltener in Zweizahl über die ganze äußere Körperwand vertheilt. Desshalb ist das Ektoderm bei Craterolophus tethys überall gleichmäßig hoch, womit auch die Seltenheit der schlanken, spindelförmigen Sinneszellen in demselben zusammenhängt, von welcher ich noch weiter unten sprechen werde. Nur auf den Armen und ganz besonders auf ihren Seitenflächen liegen viele Drüsenzellen neben einander und hier werden wohl auch zwischen den Drüsenzellen vorhanden sein, wie bei Lucernaria campanulata hohe Sinneszellen. Die Drüsenzellen selbst unterscheiden sich in gar nichts von denen der Lucernaria campanulata. Ihr Kern ist auch geschrumpft, von unregelmäßiger, oft verästelter Form, und färbt sich, ähnlich wie bei Lucernaria campanulata mit Vorliebe mit Eosin.

Dagegen fehlen bei Haliclystus octoradiatus die Drüsenzellen auf der Körperwand vollständig und kommen nur auf den Randpapillen vor. Hier sind sie in ziemlich geringer Zahl, besonders am Scheitel der Randpapille, zwischen den anderen, eigenthümlichen Drüsenzellen vertheilt (Fig. 8, Taf. XXIII).

Bei Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys sind die Drüsenzellen besonders an den Armen angehäuft, obwohl sie auch auf den anderen Stellen in sehr großer Menge vorkommen. Das übrige niedrig-kubische Ektoderm der Lucernaria campanulata enthält wahrscheinlich von den Nervenzellen hauptsächlich Ganglienzellen. Dieselben sind aber auf Schnitten nicht zu finden, weil sie vermuthlich dieselbe Lage einnehmen, wie die übrigen Ektodermzellen, was bei der geringen Höhe der letzteren möglich ist. Nur selten findet man tieferliegende oder selbst in die Gallerte eingedrückte Kerne, welche Ganglienzellen angehören dürften. Aber auch Sinneszellen fehlen hier nicht, wie ich mich auf den Macerationspräparaten überzeugen konnte, und zwar kommt hier vermuthlich die dreieckige Form derselben vor (Fig. 1 Sz_1, Taf. XXII), denn die andere, schlanke und höhere (Fig. 1 Sz_2, Sz_3, Taf. XXII) könnte bei der geringen Höhe des Epithels keinen Platz finden. Daraus geht hervor, dass man die Drüsenflecke nicht als Stellen, wo die Sinneszellen besonders koncentrirt sind, betrachten, und etwa als Sinnesorgane primitivster Form auffassen kann. Die Sekretausscheidung der Drüsenzellen dient vielleicht zum Theil als Schutzeinrichtung. Die Thiere sind in einen dicken von dem Sekret gebildeten Mantel eingehüllt, und in diesem Mantel werden zuweilen Diatomeen und ausgeworfene Nesselkapseln gefunden.

Über der Cuticula des niedrigen Epithels kann man zuweilen lange Fortsätze wahrnehmen (Fig. 2 rechts, Taf. XXII), welche vermuthlich den Sinneszellen angehören, ähnlich, wie in den Drüsenflecken, obwohl hier die Verwechselung mit den ausgeschleuderten Fäden der Nesselkapseln nicht ausgeschlossen ist. Man findet über der Cuticula auch kleinere Fortsätze in großer Zahl. Die letzteren gehören aber wahrscheinlich den gewöhnlichen Epithelzellen an, und zwar der Form, welche auch auf dem oberen Zellenrande Fortsätze trägt (Fig. 1 *m*, Taf. XXII).

Es schien mir manchmal, dass von Ektodermzellen der Drüsenflecke, wie auch von anderen Stellen Nervenfasern senkrecht in die Gallerte eintreten. So wahrscheinlich es auch erscheint, nachdem Nervenfasern in der Gallerte auch bei anderen Medusen beschrieben worden sind (Eimer, Hesse, Schäfer, v. Lendenfeld), kann ich es jedoch nicht mit Sicherheit behaupten, weil es schwer ist, die Nervenfasern von der feinen Faserung der Gallerte zu unterscheiden. Wenn es so wäre, so handelte es sich vermuthlich um eine nervöse Verbindung des Ektoderms mit dem Entoderm.

Aus dem, was über die Nerven der Exumbrella gesagt ist, geht hervor, dass eine Centralisirung des Nervensystems an bestimmten Stellen der Exumbrella, wie es bei Craspedoten und allen übrigen, auf das Nervensystem untersuchten Acraspedota der Fall ist, nicht besteht, was auf eine niedrigere Stufe der Ausbildung des Nervensystems hinweist, und der einfachen sonstigen Organisation der Lucernariden durchaus entspricht.

Der exumbrellare Nervenplexus von Craterolophus tethys.

Den exumbrellaren Nervenplexus konnte ich auch bei Craterolophus tethys finden. Man kann ihn hier so rein erhalten, wie es mir bei Lucernaria campanulata nie gelungen ist. Wenn bei andauernder Maceration das Ektoderm abgefallen ist, bleibt der Nervenplexus auf der Gallerte liegen. Wenn man dagegen das sich zuweilen stückweise ablösende Epithel untersucht, so findet man nur vereinzelte Ganglienzellen, hier und da auch Sinneszellen. Der Umstand, dass man bei Craterolophus tethys wesentlich nur auf das Studium solcher Präparate angewiesen ist, ist in so fern ungünstig, weil man durch die Gallerte hindurch nicht so gut die einzelnen Details feststellen kann. Auch wird die Färbung dadurch sehr erschwert, weil mit den meisten Färbungsmitteln die verhältnismäßig dicke Gallerte sich stark mitfärbt und in demselben Maße undurchsichtiger wird. Es ist mir gelungen diesem Übel dadurch abzuhelfen, dass ich zur Färbung Dahlia anwandte, welches die Gallerte nicht so schnell färbt als die Zellen. Nur konnte man dabei keine dauerhaften Präparate erzielen, weil man dieselben bei der Überführung in Kanadabalsam ziemlich lange mit Alkohol behandeln musste, da die Gallerte sehr wasserreich ist, wobei die Farbe wieder ausgezogen wurde. Als ich anstatt der wässerigen Farblösung in absolutem Alkohol gelöstes Dahlia anwandte, gelang es Kanadabalsampräparate mit differenter Färbung zu erhalten, dabei war aber die Färbung nicht so gut, wie bei der Anwendung wässeriger Dahlialösung. Mit Osmiumsäure und nachfolgender Reduktion derselben durch Holzessig oder KOLOSSOW'sche Flüssigkeit konnte man ebenfalls die Gallerte und die darauf liegenden Ganglienzellen mehr oder weniger different färben.

Eine interessante Thatsache ist, dass der bei dieser Lucernaride noch stärker als bei Lucernaria campanulata entwickelte Nervenplexus ausschließlich aus Ganglienzellen zu bestehen scheint. Das steht im Gegensatz zu Lucernaria campanulata, bei welcher umgekehrt die Zahl der Sinneszellen die der Ganglienzellen überwiegt. Fig. 3 auf Taf. XXII stellt einen solchen Nervenplexus von Craterolophus tethys dar. Wenn man diese Figur mit dem Nervenplexus von Lucernaria campanulata (Fig. 1, Taf. XXII) vergleicht, so fällt der Unterschied sofort in die Augen.

Die Ganglienzellen (Fig. 3, Taf. XXII) von Craterolophus tethys sind spindelförmig, gewöhnlicher aber mit hutförmigem Protoplasmaleib. Der Kern ist meistens schlecht zu unterscheiden, da bei Craterolophus tethys die Hertwig'sche Macerationsflüssigkeit angewandt wurde, welche für nachfolgende Kernfärbung ungünstig wirkende Osmiumsäure enthält. (Bei Lucernaria campanulata habe ich diese Flüssigkeit, nach dem Vorschlage von O. und R. Hertwig, nur zur Fixirung und sehr kurze Zeit angewandt, die Maceration wurde weiter nur mit 0,1 $^0/_0$iger Essigsäure erzielt.) Manchmal war der Kern doch mehr oder weniger gut zu unterscheiden, zuweilen, eben so wie bei Lucernaria campanulata in Zweizahl vorhanden (Fig. 3, Taf. XXII). Die fadenförmigen Fortsätze der Ganglienzellen sind sehr lang, noch etwas länger, als ich es auf Fig. 3 an der linksseitig liegenden Ganglienzelle andeuten konnte, und besitzen zahlreiche Varicositäten. Außer bipolaren finden sich hier und da auch tripolare Ganglienzellen im Gegensatz zu Lucernaria campanulata, wo nur bipolare beobachtet wurden. Da der Nervenplexus hier nicht durch Zerklopfen der Epithelstücke (wie bei Lucernaria campanulata), sondern auf der Gallerte in mehr oder weniger natürlicher Lage bloßgelegt ist, indem die auf der Gallerte befestigten Epithelzellen bei der Maceration von selbst abfallen, so sind die Ganglienzellen sehr gut erhalten und abgerissene Fasern findet man kaum. Die Fortsätze der Ganglienzellen verlaufen bald gestreckt, bald geschlängelt und in allen möglichen Richtungen (Fig. 3).

Sinneszellen habe ich bei der Untersuchung der einzelnen Epithelstücke gefunden, welche in Folge der Maceration von der Gallerte abgefallen waren. Hierbei konnte ich stets auch Ganglienzellen beobachten, woraus hervorgeht, dass dieselben ebenfalls überall verbreitet sind. Die Sinneszellen sind ziemlich breit, basal und distal von dem Kern allmählich verschmälert. An der Basis geht die Zelle in zwei, auf meinen Präparaten immer sehr schlecht erhaltene, Fortsätze über. Fig. 8, Taf. XXII, stellt eine solche Zelle in ihrer natürlichen Lage zwischen den gewöhnlichen Stützzellen dar. Zwar unterscheiden sich diese Sinneszellen auf den ersten Blick von den typischen Sinneszellen der Lucernaria camp., indem sie nicht so schlank und den gewöhnlichen Epithelzellen ähnlich sind, aber auch bei Lucernaria campanulata wurden hier und da ähnliche Sinneszellen beobachtet. Eben so konnte ich bei Craterolophus tethys einmal eine leider sehr schlecht erhaltene, doch deutlich erkennbare, den typischen, spindelförmigen Sinneszellen von Lucernaria campanulata ähnliche Sinneszelle finden.

Dieser Gegensatz hängt jedenfalls damit zusammen, dass das Epithel bei Craterolophus tethys, ausgenommen auf den Armen, überall eine gleichmäßige und verhältnismäßig geringe Höhe besitzt, wesshalb die Sinneszellen nicht so lang spindelförmig ausgezogen sein können. Nur auf den Armen, besonders an den Seiten derselben, wo das Epithel hoch ist und sehr viele Drüsenzellen enthält, wird auch die dünne, schlanke Sinneszellenform zwischen den Drüsenzellen eingeschoben sein.

Über die Cuticula erheben sich bei Craterolophus tethys wimperähnliche Fortsätze, welche wahrscheinlich die herausragenden, bei der Maceration immer sehr schlecht erhaltenen oberen Enden der Sinneszellen repräsentiren.

Was an den gewöhnlichen Epithelzellen auffällt, ist die Cuticula, welche bei andauernder Maceration wie aus Wimpern bestehend erscheint (Fig. 8, Taf. XXII). Das stimmt mit den Angaben Kling's überein, welcher fand, dass bei Behandlung der Thiere mit Chlorpalladium die Cuticula aus polyedrischen Plättchen, entsprechend den einzelnen Zellen, zu bestehen scheint, was ich ebenfalls bestätigen kann, und dass ferner die »Plättchen« aus Stäbchen zusammengesetzt sind.

Die Thatsache, dass der Nervenplexus von Craterolophus tethys bei der Maceration isolirt dargestellt werden kann, also vom Ektoderm mehr gesondert ist, und dass er in diesem Falle ausschließlich aus sehr zahlreichen Ganglienzellen besteht, lässt vermuthen, dass der exumbrellare Nervenplexus von Craterolophus tethys höher entwickelt ist, als der von Lucernaria campanulata. Man muss überhaupt Craterolophus, wie es verschiedene Forscher auch annehmen, als eine im Vergleich zur Gattung Lucernaria höher stehende Form betrachten, weil sie von dem Bau des Scyphostoma, mit welchem die Gattung Lucernaria vollkommen in ihrem Bau übereinstimmt, gewisse Abweichungen zeigt. Das spricht sich namentlich im viel komplicirteren Bau des Gastrovascularapparates aus, indem hier außer den vier Radiärtaschen noch vier sogenannte Gastrogenitaltaschen (King) entwickelt sind.

Nur auf sehr wenigen Gallertstücken, welche ich untersuchte, war ein so starker Nervenplexus zu finden. Auf den meisten kamen nur vereinzelte Ganglienzellen vor. Daraus muss man schließen, dass bei Craterolophus tethys eine Koncentrirung der Nerven an gewissen Partien der Exumbrella eingetreten ist, was für eine höhere Ausbildung spricht. Auf den Schnitten ist es mir allerdings nicht gelungen festzustellen, wo solche Stellen mit stärker entwickeltem

Nervenplexus sich befinden können. Auf den Schnitten ist überhaupt von den Ganglienzellen nur sehr wenig zu sehen. Auch interstitielles Gewebe, in welchem man Ganglienzellen suchen könnte, ist hier im Epithel nur sehr spärlich entwickelt. Man kann aber vermuthen, dass am Rande des Bechers und auf den Armen solche Anhäufungen der Ganglienzellen eingetreten sind.

Nachdem die Exumbrellarwand in Bezug auf das Nervensystem geprüft wurde (das Entoderm derselben werde ich gemeinsam mit dem Entoderm der Subumbrella besprechen), gehe ich zur Beschreibung des subumbrellaren Ektoderms, in welchem der Haupttheil des Nervensystems liegt, über.

2. Subumbrella.

Die Nerven im subumbrellaren Ektoderm kann man auf Schnitten eben so leicht übersehen, als die im exumbrellaren. Erst als ich meine Aufmerksamkeit auf die Arme lenkte, habe ich hier sehr gut ausgebildetes Nervenepithel gefunden, aber auch hier hing es mehr vom Zufall ab. Nur wenn man eine kontinuirliche Schnittserie von den Armen macht, kann man sicher sein, das Nervenepithel derselben aufzufinden. Haliclystus octoradiatus ist etwas günstiger in dieser Beziehung als die beiden anderen Gattungen, wesshalb ich an ihm auch den subumbrellaren Theil des Nervensystems zuerst bemerkte. Nachdem die Maceration ferner einen Fingerzeig gegeben hatte, wo man nach Nervengewebe im subumbrellaren Ektoderm suchen muss, konnte ich an anderen Stellen das Vorkommen desselben nachweisen, besonders als ich Lucernaria campanulata zum Vergleiche heranzog. So gelang es mir, die Vertheilung des Nervengewebes in der Subumbrella zu ermitteln. Dabei stellte sich heraus, dass das Nervensystem der Lucernariden an einigen Stellen stärker centralisirt ist und zwar sind es die Spitzen der Arme, welche solche Nervencentren tragen. Zur Beschreibung dieser Nervencentren gehe ich jetzt über, mit der Bemerkung, dass die Beschreibung sich hauptsächlich auf Haliclystus octoradiatus bezieht, wo nicht eine andere Lucernaride genannt ist.

Nervenepithel an den Spitzen der Arme.

Auf den Armen, wie überall im Lucernaridenkörper, ist das Ektoderm der Subumbrella, welches den Genitalien gegenüberliegt, eigenthümlich modificirt und bildet ein verhältnismäßig sehr hohes (51 μ) Epithel, zwischen dessen fadenförmigen Zellen eine große

Menge von Nematocystenzellen liegt (Fig. 7 *Nb*, Taf. XXIII). Dieses Nesselepithel begleitet die Gonaden am ganzen Körper und sendet sogar fingerförmige Auswüchse in die Gonaden selbst, wie es zuerst Claus (1883) gezeigt hat, welche Auswüchse zwischen die Genitalsinuse eindringen. Claus hat diesem Epithel, wohl mit Recht, eine schützende Funktion für die Gonaden zugeschrieben. Auf den übrigen Stellen der Subumbrella kommen entweder gar keine oder vereinzelte Nesselzellen vor und das Ektoderm besteht hier bald aus einfachen Zellen, bald aus Epithelmuskelzellen. Das Nesselepithel findet man bei Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys an den entsprechenden Stellen ebenfalls.

Das Nesselepithel wird kurz vor der Spitze der Arme zum Nervenepithel. Diese Verhältnisse veranschaulicht Fig. 7, Taf. XXIII, die einen radialen Schnitt durch den Arm darstellt. Links ist die äußere, exumbrellare Wand (*Ex.um*), rechts ist die subumbrellare Wand (*Sub.um*) getroffen. Die Spitze des Armes ist mit den Tentakeln (*T*) besetzt, welche theils längs meist aber schief getroffen wurden. Der subumbrellaren Wand sitzt ein männliches Genitalsäckchen (*gs*) auf, welches in den Gastralraum des Armes hineinragt und einen von Spermatozoen erfüllten Genitalsinus enthält. Dem Genitalsäckchen gegenüber liegt das mit Nesselkapseln erfüllte Ektoderm der Subumbrella (*Nb*), welches in Form eines Bandes den ganzen Arm entlang verläuft und längs des ganzen Körpers bis zum Stiel sich fortsetzt. Etwas oberhalb von dem Genitalsäckchen verliert dieses Epithel plötzlich den größten Theil seiner Nesselzellen und wird zum Nervenepithel (*N.ep*). Die Nesselkapseln bilden jetzt nur noch eine dünne Lage an der Basis des Epithels; dagegen findet sich in der Mittelregion eine ziemlich dicke, auf der Figur blau gezeichnete Nervenfaserschicht. Nessel- und Nervenepithel sind von einander durch eine kleine Strecke niederen Epithels getrennt, welches von mehr indifferentem Charakter zu sein scheint. Ohne Zweifel treten auch in das Nesselepithel Nervenfasern ein, in welchem sie sich jedoch wegen der Unmasse von Nesselkapseln nicht verfolgen lassen. Nur bei Lucernaria campanulata konnte ich auf einem schiefen Schnitt durch das Nesselepithel einen Faserzug entdecken. Möglicherweise enthält dasselbe förmliche Nervenstraßen, welche mit ihm längs des ganzen Bechers hinziehen, die Genitalien begleitend. Auch Ganglienzellen dürften hier vorkommen, nur von den Nesselkapseln verdeckt. Dies ist um so wahrscheinlicher, als das übrige subumbrellar eEktoderm wenig von den Nervenzellen und -fasern zeigt.

Das Nervenepithel steigt bis zur Ansatzstelle der Tentakel empor und vertheilt sich hier zwischen den einzelnen Tentakeln (Figg. 7, 6, 3, Taf. XXIII). Seine vertikale Ausdehnung auf den verschiedenen Schnitten ist verschieden, je nachdem wie hoch einzelne Tentakel auf den Armen stehen und wie weit sie von dem Ende des Nesselepithels entfernt sind. Als größte Länge habe ich 183 μ gefunden (Fig. 7); gewöhnlich aber beträgt sie viel weniger, etwa 68 μ. Die Dicke des Nervenepithels ist verhältnismäßig groß und beträgt bis 55 μ. Das Nervenepithel ist am stärksten entwickelt unmittelbar unterhalb der Ansatzstelle der inneren Tentakel (Fig. 6, Taf. XXIII), wo seine Dicke die angeführte Zahl beträgt. Gegen die Armbasis zu ist es etwas niedriger.

Noch klarer werden die Lageverhältnisse des Nervenepithels bei Betrachtung von Querschnitten der Arme. Fig. 6, Taf. XXIII zeigt einen solchen Querschnitt durch das Ende eines Armes an der Basis der Tentakel, welcher die direkt unter den inneren Tentakeln liegende Partie des Nervenepithels (*N.ep*) getroffen hat. Dasselbe ist hier besonders schön ausgebildet und nimmt die ganze subumbrellare Armwand ein, was möglich ist, weil hier sowohl der Längsmuskel, wie die beiden Randmuskeln, welche etwas tiefer endigen, nicht mehr getroffen werden. Es erstreckt sich hier über eine Breite von 268 μ. Seine horizontale Ausbreitung auf dem Arme ist also viel größer, als die vertikale. Auf demselben Schnitt (eben so auf Fig. 7, Taf. XXIII) bemerkt man auch die oben erwähnte Vertheilung des Nervenepithels zwischen den Tentakelbasen. Überall trennt es einzelne Tentakeldurchschnitte von einander und überall enthält es eine, die Mittelregion des Epithels durchziehende Nervenfaserschicht und an der Basis eine Lage von Nesselkapseln. Nur das Nervenepithel, welches unterhalb der äußeren, exumbrellar stehenden Tentakel liegt (Fig. 7, Taf. XXIII bei *x*), enthält keine Nesselkapseln. Vielleicht gehört dieses Nervenepithel schon dem exumbrellaren Ektoderm an, welchem diese Form der Nesselkapseln ebenfalls fehlt.

Noch schöner tritt das Nervenepithel zwischen den Tentakeln auf Querschnitten hervor, die etwas höher geführt sind als der auf der Fig. 6 abgebildete, welche nämlich nur die äußerste Spitze des Armes treffen. An einem solchen Schnitt (Fig. 3, Taf. XXIII), der nur die Ansatzstellen der höchst stehenden Tentakel trifft, und nur das die Armspitze überkleidende Ektoderm, dagegen keine Gallerte mehr zeigt, kann man sich überzeugen, das die ganze Armspitze von Nervenepithel überzogen ist. Auf ihr ist eine breite Nervenfaserschicht ausgebreitet zwischen den Querschnitten durch die Tentakelstiele (auf der Figur blau gezeichnet). Dieselbe grenzt unmittelbar an die Muskulatur der Tentakelstiele und hat dadurch die beste Möglichkeit dieselben zu innerviren. Natürlich trifft ein solcher Schnitt nicht überall die Nervenfaserschicht, welche die Mittelregion des Epithels einnimmt. So ist in der Mitte der Fig. 3, Taf. XXIII, die Nesselkapseln führende Basalregion des Epithels getroffen. Dass gerade in der Mitte der Fig. 3 die Nesselkapsellage getroffen wurde, erklärt sich aus der mehr oder weniger konischen Form der Armspitze, an welcher die Tentakel in der Mitte höher entspringen als an den Seiten.

Fig. 2 (Taf. XXIII) zeigt den Theil des Nervenepithels, welcher auf der subumbrellaren Wand des Armes bis zum Beginn des Nesselepithels herabsteigt. Dieselbe ist ein Querschnitt durch die Region des Armes, welche zwischen den Tentakelursprüngen und dem Beginn des Nesselepithels liegt (vgl. Fig. 7, Taf. XXIII) und zeigt auch die Lagebeziehungen des Nervenepithels (*N.ep*) zum Randmuskel (*Rm*) und zum Längsmuskel (*Lm*). Hier sehen wir zunächst die dicke, exumbrellare Wand (*Ex.um*). Ihr cylindrisches Epithel ist überall gleich hoch, etwas höher als auf den übrigen Stellen des Körpers. Eben so ist das Entoderm der Exumbrella viel höher als im übrigen Gastralraum. In der dünnen subumbrellaren Wand (*Sub.um*), welche, abgesehen von ihrer geringeren Dicke, auch durch Mangel der Fasern in der Gallerte unterschieden ist, liegen an der Grenze gegen die Exumbrella die beiden Randmuskeln (*Rm*) und etwas asymmetrisch, zwischen denselben die Querschnitte des Längsmuskels (*Lm*).

Im Lucernaridenkörper sind acht Längsmuskeln vorhanden, welche den ganzen Körper, in der Gallerte der subumbrellaren Wand unter dem Ektoderm gelagert, durchsetzen. Bei Haliclystus octoradiatus kann man eigentlich nur von vier Muskeln sprechen, von welchen sich jeder erst im oralen Theil des Bechers in zwei theilt, von denen je einer auf die acht Arme sich fortsetzt. Bei Haliclystus octoradiatus setzen sich die vier Längsmuskeln außerdem in den Stiel fort. Die Randmuskeln des Bechers sind ebenfalls in Achtzahl vorhanden. Sie umsäumen den Rand des Bechers zwischen je zwei Armen und gehen jederseits auf die beiden angrenzenden Arme über, wo sie an der Grenze zwischen Exumbrella und Subumbrella verlaufen und bis zur Spitze reichen. Desshalb werden die Randmuskeln auf den Querschnitten der Arme ebenfalls quer getroffen.

Nach dieser Orientirung über die Muskulatur wird auch deren

Lagebeziehung zu dem Nervenepithel klarer. Wie es der Armquerschnitt (Fig. 2, Taf. XXIII) zeigt, liegt das Nervenepithel (*N.ep.*) zwischen dem einen Randmuskel (*Rm*) und dem Längsmuskel (*Lm*), an welche beide es unmittelbar angrenzt, und erstreckt sich auf 323 μ (also mehr als in seinem oberen Theil). Durch dasselbe wird bei Haliclystus octoradiatus eine Asymmetrie hervorgerufen, der Längsmuskel nimmt nämlich nicht die Mitte der Armsubumbrella ein, wie bei Craterolophus tethys und Lucernaria camp., sondern ist von dem Nervenepithel in die Nähe eines der Randmuskeln abgerückt, und zwar auf dem einen Arme gegen den einen, auf dem benachbarten gegen den anderen. Dem entsprechend liegt auch das Nervenepithel bald in der Nähe des einen, bald in der Nähe des anderen Randmuskels, d. h., wenn es auf einem Arme zwischen dem Längsmuskel und dem rechten (von der subumbrellaren Seite betrachtet) Randmuskel liegt, wie es z. B. auf der Fig. 2 (Taf. XXIII) der Fall ist, so wird dasselbe auf dem benachbarten Arme zwischen dem Längsmuskel und dem linken Randmuskel liegen.

Aus dem Umstand, dass das Nervenepithel unmittelbar an die Muskeln angrenzt, können wir vermuthen, dass es direkt Nerven in sie schickt. Die Innervirung kann hier um so leichter geschehen, als nicht alle Muskelbündel in die Gallerte verlagert sind, sondern zum Theil noch mit dem subumbrellaren Ektoderm im Zusammenhang stehen. Man sieht auch auf der Fig. 2 bei x, dass die Nervenfaserschicht sich noch in den Bereich des Muskelepithels erstreckt. Was den anderen Randmuskel, welcher von dem Nervenepithel durch den Längsmuskel getrennt ist, angeht, so wird derselbe an seinem entgegengesetzten Ende, welches an das Nervenepithel des benachbarten Armes unmittelbar angrenzt, innervirt.

Die Höhe des Nervenepithels beträgt, wie erwähnt, in seinem obersten Theil, d. h. an der Armspitze 55 μ. Von dieser Gesammthöhe kommen auf die Nervenfaserschicht 20 μ und auf die Nesselzellenlage etwa 17 μ. Im unteren Theil wird es niedriger, 40—44 μ. Das Nervenepithel (Fig. 4, Taf. XXIII) besteht, so weit man nach den Schnitten urtheilen kann, aus zwei, im Ganzen sehr gleichartigen Zellformen. Alle Zellen sind, besonders basalwärts vom Kern, fadenförmig. Die eine Zellform durchsetzt die Nervenfaserschicht bis zur Gallerte, an welcher man ihre punktförmigen Enden zuweilen sehen kann (die Mitte der Figur). Diese Zellenart muss man als Stützzellen auffassen. Sie bilden Gruppen, indem ihre faserartigen Basalenden sich gewöhnlich gruppenweise nähern. Die Nesselkapseln (*Nl*) besitzen eine leicht gebogene Gestalt und einen der konkaven Seite anliegenden Kern, wie man an Macerationspräparaten noch deutlicher sieht. Sie sind ebenfalls gruppenweise zusammengelagert. Die Stützzellen endigen an der Gallerte zwischen den Gruppen der Nesselkapselzellen. Letzterer Umstand bedingt wohl die beschriebene Annäherung der unteren Theile der Stützzellen. Die Zellen der anderen Art reichen nicht bis zur Gallerte, sondern biegen mit ihren fadenförmigen unteren Theilen in die Nervenfaserschicht um und tragen so zu deren Bildung bei. Ob diese Zellen einen, zwei oder mehrere Fortsätze besitzen, ist auf Schnitten nicht zu ermitteln. Aus den Macerationspräparaten kann man eher schließen, dass sie nur in einen Fortsatz übergehen, wovon Näheres weiter unten bei Beschreibung der Macerationsergebnisse mitgetheilt werden soll. Die Kerne aller Zellen sind von mittlerer Größe, ovaler Form und mit meist deutlichem Nucleolus. Das Epithel wird von einer ziemlich dicken Cuticula bedeckt, über welche keine Fortsätze hinausragen. Ob dies in Wirklichkeit so ist, oder ob bei der Konservirung die leicht abbrechenden Sinneshaare der Zellen verloren gehen, kann ich nicht bestimmt entscheiden. Ersteres scheint mir wahrscheinlicher, da ich vermuthe, dass dies Epithel nicht direkt Reize empfängt, sondern durch die Tentakel auf weiter unten zu beschreibende Weise. Dann wäre es kein eigentliches Sinnesepithel, sondern motorischer Natur. Ich schließe dies daraus, dass

1) das Nervenepithel keine Sinneszellen enthält, welche den exumbrellaren und den weiter unten zu beschreibenden subumbrellaren, um die Ausführgänge der Nesselbatterien gelagerten Sinneszellen ähnlich sind,

2) aus den Beziehungen des Nervenepithels zu den benachbarten Muskeln,

3) aus der, für Sinneswahrnehmungen sehr ungünstigen Lagerung des Nervenepithels (unterhalb der Tentakel) und endlich

4) aus seiner direkten Verbindung mit den zu Sinneswahrnehmungen durch Besitz von Sinneszellen und durch ihre Lagerung außerordentlich geeigneten Tentakeln, welche als Ergänzung zu den motorischen Nervencentren an ihrer Basis aufgefasst werden können.

Die Nervenfaserschicht färbt sich charakteristisch mit Eosin und besteht aus äußerst feinen, wellig verlaufenden Fasern, von welchen man auf den Armquerschnitten meist nur Querschnitte sieht, was der Nervenfaserschicht ein körniges Aussehen verleiht. Unter der Kernreihe des Epithels liegen manchmal noch vereinzelte Kerne, welche vermuthlich Ganglienzellen zugehören; diese Vermuthung wird durch Macerationen und durch das ähnliche Nervenepithel der Randpapillen, wo die tiefer liegenden Kerne deutliche Beziehungen zur Nervenfaserschicht zeigen, bestätigt.

Leider konnte ich nach der Entdeckung des Nervenepithels der Armenden keine neuen Macerationen mehr unternehmen und vermag desshalb nicht genauere Auskunft über die dasselbe zusammensetzenden Elemente zu geben. Bei der Maceration des gesammten subumbrellaren Ektoderms von Lucernaria campanulata aber fand ich nervöse Zellen, von denen ich vermuthe, dass sie von diesen Stellen herstammen (s. p. 316).

Bei Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata konnte ich mich gleichfalls von der Existenz solcher Nervencentren überzeugen, welche im Großen und Ganzen dieselbe Lage und histologische Beschaffenheit zeigen wie die von Haliclystus octoradiatus. Das Nervenepithel bekleidet hier gleichfalls die Armspitzen, von wo es eine Strecke weit auf der subumbrellaren Seite der Arme herabsteigt. Auf der Armspitze trennt es die einzelnen Tentakel von einander. Unterhalb derselben ist es, wie bei Haliclystus octoradiatus, am stärksten ausgebildet.

Im Gegensatz zu Haliclystus octoradiatus (und in Übereinstimmung mit Craterolophus tethys) liegt das Nervenepithel von Lucernaria campanulata stets symmetrisch zwischen dem oberen Ende des Längsmuskels und den Tentakelansatzstellen. Da, wo der Längsmuskel beginnt, ist es sehr wenig ausgebildet, mit sehr undeutlicher Nervenfaserschicht und etwas tiefer unten wird es durch einfaches Ektoderm ersetzt.

Die asymmetrische Lage des Nervenepithels bei Haliclystus octoradiatus hängt offenbar damit zusammen, dass das Nervenepithel hier stärker entwickelt ist, sich weiter nach unten erstreckt, als bei Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys und daher den Längsmuskel aus der Mitte der subumbrellaren Wand des Armes verschiebt. Über dem Längsmuskel kann das Nervenepithel bei Haliclystus octoradiatus schon desshalb keinen Platz finden, weil die Muskelbündel hier zum Theil mit dem Ektoderm noch im Zusammenhang stehen (Fig. 2, Taf. XXIII), im Gegensatz zu Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata, deren Längsmuskel in die Gallerte verlagert ist. Warum das Nervenepithel bei Haliclystus octoradiatus stärker entwickelt ist als bei den zwei anderen Gattungen, ist nicht schwer zu erklären. Seine Muskulatur ist viel stärker, als bei letzteren, indem die vier Muskeln bei Haliclystus octoradiatus auch in den Stiel hinabsteigen, was bei den anderen beiden Lucernariden fehlt. Überhaupt ist Haliclystus octoradiatus beweglicher als Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata. Lucernaria campanulata hängt gewöhnlich mehr pflanzenähnlich an Zosterablättern, ohne auffallende Bewegungen zu zeigen. Dagegen kann Haliclystus octoradiatus mit Hilfe der Tentakel und der stark ausgebildeten Randpapillen förmlich kriechen. Dabei verändert er beständig seine Form, wie man es auch aus den zahlreichen Abbildungen bei CLARK (1881) ersehen kann.

Die histologische Zusammensetzung des Nervenepithels bei Lucernaria campanulata ist dieselbe wie bei Haliclystus octoradiatus. Auch hier durchsetzen einige Stützzellen die Nervenfaserschicht bis zur Gallerte. Die letztere ist dick und gut entwickelt und beträgt die Hälfte der gesammten Höhe des Epithels. Eben so findet sich die basale Lage der Nesselzellen. Dieselben sind von wurstartiger, schmälerer Form, welche auch bei Haliclystus octoradiatus, aber selten, angetroffen wird. Da die schmalen Nesselkapseln horizontal liegen, so bilden sie eine weniger breite Lage als bei Haliclystus octoradiatus, wesshalb auch das Nervenepithel weniger auffällt. Ein weiterer Unterschied von Haliclystus octoradiatus ist, dass die Nesselkapseln nicht auf die Basis des Epithels beschränkt sind, sondern auch zwischen den distalen Theilen der Zellen liegen. Dies erschwert den Einblick in die histologische Zusammensetzung des Epithels. Zwischen den Tentakeln ist das Nervenepithel eben so gut ausgebildet, als bei Haliclystus octoradiatus, sehr hoch mit breiter Nervenfaserschicht und dünner Nesselkapsellage.

Das Nervenepithel von Craterolophus tethys ist eben so symmetrisch gelagert wie bei Lucernaria campanulata. Oben grenzt dasselbe an die Muskulatur der Tentakel, mit seinem unteren Ende an den Längsmuskel. Beide Muskelsysteme werden dadurch getrennt; dagegen stehen sie im nervösen Zusammenhang. Das Nervenepithel ist überall sehr hoch (ca. 33 μ). Im Gegensatz zu Lucernaria campanulata und Haliclystus octoradiatus bilden die Nesselkapseln keine gesonderte Lage an der Epithelbasis, sondern liegen hier zerstreut in demselben, auch über der Nervenfaserschicht. Dabei sind die Nesselkapseln parallel den Nervenfasern angeordnet; auf Längsschnitten werden sie daher längs, auf Querschnitten durch die Arme dagegen quer geschnitten, wobei ihre gruppenweise Anordnung auffällt. Das Nervenepithel fällt daher bei Craterolophus tethys noch weniger auf, als bei Haliclystus octoradiatus und Lucernaria campanulata, wo man dasselbe gleich an der charakteristischen Nesselkapselschicht erkennt. Die Nesselkapseln selbst, welche im Nervenepithel und im subumbrellaren Ektoderm überhaupt auftreten, sind schmal und wurstähnlich, wie bei Lucernaria campanulata.

Sinnesepithel der Nesselbatterien.

Außer auf den Armen ist es mir gelungen im subumbrellaren Ektoderm auch um die Ausfuhrgänge der Nesselbatterien Nervenepithel zu finden und zwar bei allen drei Gattungen. Die feineren Details ließen sich besonders gut bei Lucernaria campanulata studiren, wesshalb ich sie der Beschreibung zu Grunde lege.

Die eigenartigen Nesselbatterien der Lucernariden, die bei anderen Cölenteraten meines Wissens nirgends vorkommen, sind kugelige in der Gallerte der Subumbrella liegende Blasen, Einstülpungen des subumbrellaren Ektoderms. Bei allen drei von mir untersuchten Lucernaridengattungen sind die Nesselbatterien von durchaus gleichem Baue. Mit dem Ektoderm bleiben sie durch einen kurzen Mündungskanal dauernd im Zusammenhang. KEFERSTEIN (1863) hat diesen Kanal zuerst beschrieben, dessen Existenz von späteren Forschern mit Unrecht bezweifelt oder nicht erwähnt wurde. Der Kanal ist ziemlich lang und seine Öffnung erscheint auf Flächenschnitten rund und von ansehnlichem Durchmesser (25—29 μ). Die dem Ausfuhrgang gegenüberliegende Wand der Nesselbatterien zeigt viel höheres Epithel und hier entstehen die Nematocystenzellen. Die letzteren fallen vermuthlich bei der Reizung des Thieres in den Hohlraum, und bei Kontraktion der mit Muskeln versehenen Wand der Nesselbatterien werden sie durch den Ausfuhrgang ausgeworfen. In dem Hohlraum findet man immer zahlreiche Nematocystenzellen mit ausgeschleuderten Fäden. Eine solche Nematocystenzelle ist auf Fig. 9*a*, Taf. XXIII abgebildet. Die Zelle selbst ist durchsichtig, von etwa dreieckigem Umriss, mit ovalem Kern. Die Nesselkapsel ist oval, ebenfalls wasserhell und enthält ein rundes, mit Eosin sich homogen färbendes Gebilde, welches im ausgeschleuderten Zustande in einen, aus der Kapsel hinausragenden, zuerst ziemlich dicken, dann spindelförmig erweiterten Theil und endlich in einen langen, meist aber abgebrochenen Faden sich fortsetzt. Auf dem spindelförmig erweiterten Theil sitzen sehr feine haarähnliche Borsten.

Diese Nesselbatterien finden sich bei allen drei Gattungen zahlreich auf der Subumbrella des Bechers und der Arme. Mit bloßem Auge erscheinen sie als weißliche Flecke. In besonders großer Zahl sind sie am Rande des Bechers und der Arme vorhanden. Bei Lucernaria campanulata sind die Nesselbatterien merkwürdiger Weise in den verschiedenen Oktanten verschieden vertheilt. In den Hauptradien stehen sie hier in einer Reihe, welche den Becherrand umsäumt und längs der Genitalien in vertikaler Richtung mehr oder weniger tief herabsteigt. Die Mitte des so gebildeten Dreieckes bleibt von ihnen frei. In den anderen Oktanten sind sie dagegen unregelmäßig vertheilt.

Das Ektoderm in der Umgebung der Mündung der Nesselbatterien ist ein Sinnesepithel. Es ist hier höher, als gewöhnlich (ca. 26 μ) und enthält eine Nervenfaserschicht. Auf Längsschnitten durch den Ausfuhrgang kann man letztere nur undeutlich unterscheiden, weil sie verhältnismäßig geringe Breite besitzt und weil die Nervenfasern nur im Querschnitt getroffen werden, also nur als feine Punktirung erscheinen und zwischen den Zellen schwer wahrzunehmen sind. An mit Hämatoxylin und Eosin gefärbten Präparaten kann man die Nervenfasern an ihrer Eosinfärbung erkennen. In der Flächenansicht fällt die Nervenfaserschicht viel leichter auf, was ich besonders bei Craterolophus tethys studiren konnte. Sie erscheint dann in Form eines mit Eosin gefärbten, feinkörnigen Ringes, in welchem man auch zarte Fasern unterscheiden kann. Der Nervenring hebt sich außer durch die Färbung noch dadurch ab, dass der Faserverlauf in ihm cirkulär ist, wogegen die Faserung in der Wand der Nesselbatterie, durch die Verlaufsrichtung der Muskelfasern derselben bedingt, eine meridionale und zum Nervenring folglich senkrechte ist. Außerdem erscheinen die Muskelfasern der Wand homogen und glatt; dagegen hat der Nervenfaserring, wie erwähnt, ein körniges Aussehen. Besser noch kann man das Sinnesepithel an tangentialen Längsschnitten des Ausfuhrganges studiren. Einen solchen glücklich ausgefallenen Schnitt, auf welchem auch die feinere Beschaffenheit des Sinnesepithels sich studiren ließ, zeigt Fig. 9*a* und 9*b* (Taf. XXIII).

Das hohe Epithel dieser Figur ist das subumbrellare Ektoderm um die Ausmündungsöffnung. Die letztere ist durch die leichte Einsenkung des Ektoderms angedeutet. Die histologische Zusammensetzung des Epithels ist wesentlich verschieden von der des Nervenepithels der Arme. Wir können hauptsächlich zwei Arten von Zellen unterscheiden. Die einen gleichen vollkommen den Sinneszellen des exumbrellaren Ektoderms, so weit man nach den Schnitten urtheilen kann, was aber durch Maceration, wie wir es weiter sehen werden, bestätigt wird. Sie sind spindelförmig, im distalen Theile fadenförmig. Die spindelförmige Anschwellung mit dem Kerne liegt meist sehr basal, zum Theil in die Nervenfaserschicht eingebettet. Einige dieser Zellen liegen sogar ganz in derselben und nur ihr fadenförmiger, distaler Theil steigt zwischen den anderen Zellen bis zur Oberfläche empor (links von der Mitte der Fig. 9*a*). Zwischen diesen, gruppenweise liegenden Sinneszellen finden sich andere, deren Kerne im oberen Drittel der Epithelhöhe liegen, und welche distal etwas breit, basal vom Kern dünn und fadenförmig sind. Letztere Zellen sind sicher gewöhnliche Stützzellen. Die Nervenfaserschicht ist im Verhältnis zur Höhe des Epithels ziemlich niedrig. In ihr kann man wellenförmig verlaufende Nervenfasern ganz deutlich unterscheiden, welche wenigstens zum Theil den Sinneszellen angehören müssen. Runde Kerne, welche in ziemlich großer Zahl der Nervenfaserschicht aufliegen, dürften, wenn nicht alle, so doch theilweise zu Ganglienzellen gehören.

Peripher um die Ausfuhröffnung wird die Nervenfaserschicht allmählich schmäler und ist schließlich weiter von derselben im Epithel nicht mehr zu unterscheiden. Aber auch das Sinnesepithel verliert an den Seiten der Ausfuhröffnung seinen nervösen Charakter und besteht aus zarten, nicht sehr gut erhaltenen Zellen, deren Grenzen schlecht zu unterscheiden sind. Unter dem subumbrellaren Ektoderm und dem Ausfuhrgang (*A*) sieht man auf Fig. 9*a* das Epithel der Nesselbatterie (*Nbe*) selbst, welches hier aus blass gefärbten, zarten Zellen ohne deutliche Grenze besteht und in welchem auch feinste Fasern verlaufen. Manchmal schien mir, als ob im Epithel Ganglienzellen mit Fortsätzen wahrzunehmen wären.

Eine solche Beschaffenheit zeigt die Wand der Nesselbatterie nur in der Nähe des Ausfuhrganges, wie Fig. 9*a* zeigt. Weiter von diesem entfernt sieht man im Epithel feine, von den Nervenfasern doch gut zu unterscheidende Muskelfasern (*m*), welche also im Epithel nur um den Ausfuhrgang fehlen, wovon man sich auch auf Flächenschnitten desselben überzeugt. Zwischen den Muskelfasern, welche an das Sinnesepithel herantreten, sieht man einzelne große Kerne, welche Ganglienzellen zugeschrieben werden können. Ob auch in der Wand der Nesselbatterie überall Ganglienzellen vorkommen, kann ich nicht entscheiden. Nur bei Craterolophus tethys konnte ich einmal zwischen den Zellen des Epithels der Nesselbatterie eine spindelförmige, ausgezogene Zelle wahrnehmen, welche einer Ganglienzelle glich.

Fig. 9*b* stellt ebenfalls einen tangentialen Schnitt durch die Umbiegungsstelle des subumbrellaren Ektoderms in den Ausfuhrgang einer Nesselbatterie dar. Auch hier sieht man, dass die Wand der letzteren um den Ausfuhrgang, welcher durch Ausbuchtung in dem Epithel angedeutet wird (*A*), keine Muskelfasern, dafür aber eine breite Nervenfaserschicht enthält. In letzterer liegende Kerne gehören aller Wahrscheinlichkeit nach zu Ganglienzellen. Im subumbrellaren Ektoderm bemerkt man auch auf dieser Figur eine Gruppe von Sinneszellen (bei *S.ep*).

Somit haben wir hier ein charakteristisches Sinnesepithel, welches sich durch den Besitz typischer Sinneszellen wesentlich von dem Nervenepithel der Arme unterscheidet. Da das Sinnesepithel der Nesselbatterien bei Haliclystus octoradiatus und Craterolophus tethys dieselbe histologische Beschaffenheit zeigt, so weit man es nach den Schnitten beurtheilen kann, welche aber hier weniger günstig waren als die mehr dem Zufall zu verdankenden von Lucernaria campanulata, so besteht bei allen Gattungen der Unterschied zwischen dem Sinnesepithel der Nesselbatterien und dem Nervenepithel der Armspitzen. Es liegt nahe, diesen Unterschied mit der Verschiedenheit der Funktion in Verbindung zu bringen. Das Nervenepithel der Nesselbatterien scheint nämlich sensibler Natur zu sein, indem es die Reize unmittelbar von dem umgebenden Medium durch die hier vorhandenen Sinneszellen empfängt und auf die Muskelfasern der Nesselbatterien überträgt, wogegen das Nervencentrum jedes Armes, wie schon genauer erörtert wurde, motorischer Natur sein dürfte und die Reize von den Tentakeln zugeleitet bekommt. Demnach haben die Nesselbatterien mehr oder weniger selbständige Nervencentren.

Sinneszellen des subumbrellaren Ektoderms des Becherrandes.

Der Rand des Bechers wird von einem Wulst (Textfig. 9 *Rw*, s. w. u. p. 361) umsäumt, welcher die subumbrellare Gallerte *sg* (vgl. Beschreibung der Gallerte) und den darin eingebetteten Randmuskel enthält und von dem subumbrellaren Ektoderm überzogen wird. Wo die Arme von dem Becher entspringen, stoßen das subumbrellare Ektoderm und die subumbrellare Gallerte des Randwulstes an die exumbrellare Wand der Arme, welche die direkte Fortsetzung der exumbrellaren Wand des Bechers darstellt, an (Fig. 2, Taf. XXV, welche der Linie *ab* der Textfig. 9 entspricht), werden aber von dieser durch eine weiter zu beschreibende Zellplatte getrennt (*Zp*). Da die exumbrellare Wand der Armbasis viel dickere Gallerte besitzt, als der Randwulst, hebt sie sich von diesem wulstartig (*Aw*) ab, so dass auf einem Querschnitt durch den Becherrand ein Winkel gebildet wird. In diesem Winkel (Taf. XXV, Fig. 2 bei *x*), resp. an der Grenze des exumbrellaren Ektoderms (*Ect.d.Aw*) der Armbasis und des subumbrellaren Ektoderms (*Ect.d.Rw*) des Randwulstes, sind einige, dem letzteren angehörende Zellen verlängert und ziehen auf meinen Präparaten zu dem sich hier befindenden Ende des Randmuskels hin, wie ich es bei Craterolophus tethys konstatirt habe. Auf günstigen Stellen sieht man, dass diese Zellen in Fortsätze auslaufen. Dadurch erweisen sie sich als Sinneszellen. Die Art der Verzweigung der Fortsätze (s. abgerissenes Ende einer solchen Zelle auf Fig. 2 bei *y*, Taf. XXV), eben so die ganze Gestalt der Zelle, ist ganz dieselbe, wie bei den spindelförmigen Sinneszellen des exumbrellaren Nervenplexus (vgl. Fig. 1 Sz_2, Sz_3, Taf. XXII). Die Fortsätze heften sich an die Muskelfasern an und dringen auch zwischen dieselben ein (Fig. 2, Taf. XXV). An dieser Stelle findet man zuweilen eine Ansammlung von Kernen, wie es die Figur (*y*) zeigt. Diese Kerne gehören möglicherweise zu Ganglienzellen, welche die Reize von den Sinneszellen auf die Muskelfasern übertragen.

Man könnte auch der Meinung sein, dass diese verlängerten Zellen junge Muskelzellen seien, welche den Zuwachs des Randmuskels bewirken; aber die Feinheit und die charakteristische Gabelung der Fortsätze der Zellen lässt mir keinen Zweifel, dass es Sinneszellen sind und dass wir hier eine Stelle vor uns haben, wo die Innervirung des Randmuskels, nämlich der unteren, in der Gallerte tiefer liegenden Partie desselben, stattfindet. Die obere, unter dem Ektoderm des Randwulstes liegende Partie des Randmuskels geht auf die Arme über und wird hier von dem Nervenepithel der Armspitzen innervirt, wie wir es schon gesehen haben.

Auf meinen Präparaten, nach welchen die Fig. 2 gezeichnet ist, war keine Gallertschicht zwischen der Zellplatte und den Sinneszellen einerseits und den Fasern des Randmuskels andererseits wahrzunehmen. Demnach liegt das Ende des Randmuskels der Zellplatte und dem, die Sinneszellen enthaltenden Theil des Ektoderms ganz dicht an, und nur durch die krampfhafte Kontrahirung des Thieres beim plötzlichen Abtödten ist es davon abgetrennt worden. Bei solch naher Berührung der Muskelfasern mit den Sinneszellen kann die Innervirung noch leichter stattfinden.

Beschreibung der Macerationsergebnisse.

Aus der Beschreibung der Befunde, welche an den Schnittserien von dem subumbrellaren Ektoderm gegeben wurden, geht hervor, dass das Nervengewebe an gewissen Stellen lokalisirt erscheint.

Das wird auch durch die Macerationspräparate bestätigt, welche ich an Lucernaria campanulata ausgeführt habe.

Im Allgemeinen gelingt die Maceration des subumbrellaren Ektoderms viel schwieriger als die des exumbrellaren. Die subumbrellare Wand ist viel dünner und schwieriger zu isoliren, da sie mit vielen anderen Körpertheilen (Mundrohr, Muskeln und Genitalbänder) innig zusammenhängt. Dadurch wird es schwerer in den Präparaten sich zu orientiren und die Vertheilung der Zellen festzustellen. Aus dem Umstand aber, dass in den meisten Präparaten nur vereinzelte oder gar keine Nervenzellen sich finden, geht ebenfalls hervor, dass dieselben nicht überall vorkommen, sondern an gewissen Stellen lokalisirt sind. Man kann auch eine Andeutung davon finden, wo man diese Lokalisirung suchen muss. Wenn das subumbrellare Ektoderm noch sehr wenig, das außerordentlich leicht macerirende Entoderm dagegen vollständig abgefallen war, konnte man auf den Stücken der subumbrellaren Wand Nervenfasern und Ganglienzellen an der Basis der Tentakel finden. Auch an anderen Stellen, von welchen ich nicht bestimmen konnte, welcher Partie der subumbrellaren Wand sie angehörten, verliefen im Epithel auf ziemlich große Strecken zwischen den Kernen feine Nervenfasern. Mit Muskelfasern konnten sie wegen ihrer Feinheit nicht verwechselt werden. An einigen Stellen, wo das Ektoderm durch die Maceration mehr aufgelockert war, waren einzelne isolirte Ganglienzellen vielfach zu sehen. Zuweilen waren ganze Faserzüge, welche von den Fortsätzen der Ganglienzellen gebildet wurden, auf mehr oder weniger große Strecken bloßgelegt, wie es auf der Fig. 2, Taf. XXIV, dargestellt ist. Mehrere Ganglienzellen mit spindelförmigem bis lang ausgezogenem oder auch hutförmigem Protoplasmaleib liegen hier mit ihren langen Fortsätzen parallel neben einander. Die dazwischen liegenden Nesselkapseln (*nk*) beweisen, dass die Ganglienzellen dem subumbrellaren Ektoderm angehören, da solche Nesselkapselform dem exumbrellaren Ektoderm fehlt. Die Ganglienzellen und Nervenfasern sind denen der Exumbrella sonst vollkommen ähnlich. Ob sie auch meist zwei Kerne besitzen, ließ sich nicht entscheiden; zwar kamen solche mit zwei Kernen vor, doch blieb gerade in diesen Fällen ihre Zugehörigkeit zum subumbrellaren Ektoderm unsicher.

Auch um die Nesselbatterie konnte ich auf solchen wenig macerirten Stücken der subumbrellaren Wand einen ganzen Nervenplexus finden. In demselben lagen, wie es Fig. 1, Taf. XXIV, darstellt, Ganglienzellen mit langen Fortsätzen und zahlreiche abgerissene

Fasern. Außerdem konnte ich in dem sonst wenig aufgelockerten Gewirr von Zellen eine Sinneszelle finden (*b*), welche denen des exumbrellaren Ektoderms glich. Dass dieselbe dem subumbrellaren Ektoderm angehört und nicht zufällig aus dem exumbrellaren auf das Präparat gerathen ist, wie ich zuerst glaubte, beweist der Umstand, dass sie mit ihren Fortsätzen zwischen den subumbrellaren Ektodermzellen lag und mit diesen verflochten war. Nur der Übersichtlichkeit wegen ist die Sinneszelle (*b*) von mir freiliegend dargestellt worden. Außer dieser typischen Sinneszelle konnte ich leider nur Bruchstücke von solchen finden. Die Zelle *c* der Fig. 1 ist offenbar auch eine Sinneszelle, bei welcher aber die Nervenfasern abgerissen sind. Bei einer zweiten Zelle (c_1) waren die Fasern verdeckt, der distale dünne Theil war aber sehr lang, was auch aus der Betrachtung der Schnitte hervorgeht (Fig. 9*a*, Taf. XXII). Die Seltenheit der Sinneszellen auf den Macerationspräparaten folgt daraus, dass sie nur im Epithel um den Ausfuhrgang der Nesselbatterie vorkommen.

Außerdem fand ich hier, wie auch sonst im subumbrellaren Ektoderm zerstreut, Zellen, welche basalwärts fadenförmig waren (Fig. 1 *f*, Fig. 3 *c*, *d*, Taf. XXIV). Distal vom Kern sind sie mehr oder weniger breit, bald cylinderförmig (wie die Zelle *d* auf Fig. 3 und *f* auf Fig. 1), bald aber auch dünn. Im letzteren Falle liegt der ansehnliche Kern in einer Protoplasmaanschwellung. Wenn solche Zellen gut erhalten sind, so sieht man, dass ihr unterer Theil etwas verbreitert endet (Fig. 3 *c*). Diese Zellenart spielt im Nesselepithel und Nervenepithel der Arme die Rolle der Stützzellen. Im Nesselepithel liegen zwischen den fadenförmigen unteren Theilen solcher Stützzellen die ganze Masse der hier vorhandenen Nesselzellen. Um diesen letzteren Platz zu geben, sind die basalen Enden der eben beschriebenen Zellen fadenförmig. Im Nervenepithel durchsetzen diese Stützzellen die Nervenfaserschicht und befestigen sich an der Gallerte im Gegensatz zu den anderen Zellen desselben, welche in die Nervenfaserschicht umbiegen und den größten Theil des Epithels darstellen.

Diese letzteren habe ich auch auf Macerationspräparaten finden können. Im Ganzen sind sie den Stützzellen ähnlich. Ihr distaler Theil ist ebenfalls bald breit oder zugespitzt (Fig. 3 *b*, Taf. XXIV), bald sehr dünn, fadenförmig und nur oben plattenförmig verbreitert (Fig. 3 *a*, *e*). Das hängt mit der höheren oder tieferen Lage des Kernes zusammen. Der basal vom Kern folgende, faserförmige Theil ist viel länger als der der Stützzellen, und auch viel länger, als die Höhe der höchsten Stellen des subumbrellaren Nervenepithels beträgt. Derselbe muss also im Epithel umbiegen, wie es auch die Schnitte gelehrt haben. Die nervöse Natur dieser Zellen und ihrer Ausläufer wird ferner dadurch bewiesen, dass die letzteren Varicositäten besitzen. Die Faser wird aber selbst in den Fällen, wo sie ziemlich lang war (Fig. 3 *b*), wohl kaum in ihrer ganzen Ausdehnung erhalten gewesen sein. Der Unterschied im Baue des Nervenepithels der Arme und des Sinnesepithels der Nesselbatterien wird somit auch durch die Untersuchung der isolirten Elemente bestätigt.

Die schwierigen Macerationsverhältnisse und die Unmöglichkeit dieselben zu wiederholen, erlaubten mir nicht die Verbindung zwischen den nervösen und nicht nervösen Zellen festzustellen.

Drüsenähnliche Zellen, von welchen ich auf Macerationspräparaten der subumbrellaren Wand nur zwei finden konnte, haben zwei oder mehrere Fortsätze, möglicherweise nervöser Natur (Fig. 4, Taf. XXIV). Zwar gehören diese Zellen aller Wahrscheinlichkeit nach dem Ektoderm der Subumbrella an, jedoch kann ich das nicht ganz sicher behaupten.

Weiter verdienen wohl Aufmerksamkeit auch eigenthümliche, nicht nervöse Zellen, welche auf den Macerationspräparaten der Subumbrella vorkommen. Dieselben enthalten im Inneren eine sich homogen färbende, muskelfibrillenähnliche, breite Faser, welche fast die ganze Zelle ausfüllt (Fig. 19, Taf. XXIV). Durch dieselbe ist der Kern ganz nach unten in die Zellbasis verdrängt. Im distalen Theile umkleidet nur ein schmaler, wie aus Alveolen bestehender Saum die Faser. In anderen Fällen war dieselbe kleiner und wahrscheinlich dem entsprechend auch die Zelle weniger hoch. Die eingelagerte, homogene Faser ähnelt den Fasern, welche in der Muskulatur vorkommen (Fig. 13, Taf. XXIV) und welche weiter unten bei der Beschreibung der Tentakelmuskulatur erwähnt werden. Möglicherweise sind auch diese Zellen die Jugendstadien der letzteren.

Macerationspräparate zeigten mir, dass auch in den Muskeln Nerven vorkommen. Im Randmuskel ließen sich nämlich typische, feine Nervenfasern mit Varicostäten nachweisen. Von den Längsmuskeln hatte ich keine guten Isolationspräparate, wesshalb die Prüfung auf Nerven hier mangelhaft blieb. Dafür gelang es mir in der Muskulatur der Tentakelstiele Nervenfasern und Ganglienzellen nachzuweisen, wovon Näheres bei der Beschreibung der Tentakel berichtet werden soll.

3. Tentakel und Randpapille.

Die naheliegende Vermuthung, dass Tentakel und Randpapillen Nervengewebe enthalten, ließ sich sowohl auf Schnitten, wie auch auf Macerationspräparaten sicher nachweisen. Da die Tentakel bis jetzt entweder nicht genau genug (Taschenberg 1877, Kling 1879, Clark 1881, Keferstein 1863), oder nicht ganz zutreffend (Korotnew 1876) beschrieben worden sind, dabei aber die innigsten Beziehungen zu dem Nervensystem haben, werde ich die früheren Beschreibungen ergänzen durch die Beobachtungen, welche ich hauptsächlich an Craterolophus tethys anstellte.

a. Die Tentakel.

Die Tentakel der Lucernariden sind bekanntlich auf den Spitzen der acht Arme zu Gruppen vereinigt. Ihre äußere Form ist von Kling, Korotnew, Clark eingehend beschrieben worden und aus meinen Übersichtsbildern von Haliclystus octoradiatus (Fig. 7, Taf. XXIII) ersichtlich. Es sind stecknadelähnliche Gebilde, welche aus dem ziemlich langen cylinderförmigen Stiel und aus dem darauf sitzenden Nesselknopf bestehen. Sowohl der Stiel als auch der Nesselknopf sind hohl. Diese Tentakelform ist für die Familie der Lucernariden sehr charakteristisch und kommt sonst bei den Scyphomedusen nirgends mehr vor. Dafür ist sie den Randkörpern (Randwarzen) einiger Actinien sehr ähnlich, was bis jetzt nicht genug betont wurde.

Der Nesselknopf.

Der Nesselknopf der Tentakel besitzt ein außerordentlich hohes Ektoderm, welches aus vier Formen von Zellen gebildet wird, nämlich Nesselzellen, Stützzellen, Sinneszellen und Drüsenzellen. Nach außen ist das Ektoderm von einer ziemlich dicken Cuticula bedeckt. Die Maceration erlaubt eine genaue Vorstellung von dem Baue dieser einzelnen Elemente zu gewinnen.

Die Nesselzellen, welche von allen histologischen Elementen des Tentakelknopfes am zahlreichsten sind, sind lang und fadenförmig ausgezogen und enthalten in ihrem distalen Ende eine Nesselkapsel. In der Mitte besitzen sie eine größere Anschwellung und basalwärts, manchmal auch distalwärts von dieser treten eine oder mehrere kleinere Anschwellungen auf. Die Nesselkapseln stehen also in einer Lage unter der Oberfläche des Tentakelknopfes. Sie sind länglicher Form, leicht gebogen und den Nesselkapseln des subumbrellaren Ektoderms ganz ähnlich.

Der basale fadenförmige Theil der Zelle endigt entweder mit einer knopfartigen Anschwellung (Fig. 7 a, Taf. XXIV) oder mit zwei, manchmal vielleicht drei kurzen Ausläufern (Fig. 7 a_1, a_2, Taf. XXIV). Die protoplasmatische Umhüllung der Nesselkapsel ist sehr dünn und schwer sichtbar. Man kann sie jedoch vorzüglich beobachten, wenn die Nesselkapsel zufällig herausgefallen ist. Dann sieht man, dass die Hülle um die Nesselkapsel (Fig. 7 a_2, Taf. XXIV) sehr hell und durchsichtig ist und sich weder mit Hämatoxylin, noch mit Eosin färbt. Am distalen Ende trägt sie ein kleines stumpfes Cnidocil, neben dessen Basis man häufig zwei dunkle Punkte beobachtet. Das Cnidocil sieht man sonst gar nicht, da es nicht über die Cuticula hervorragt; dies entgegen den Angaben und Abbildungen KLING's. Das die Nesselkapsel umhüllende Plasma enthält niemals einen Kern, was besonders bei den Zellen, aus denen die Nesselkapsel herausgefallen ist (Fig. 7 a_2, Taf. XXIV), sicher festgestellt werden kann.

Diese Zellform, welche schon TASCHENBERG richtig erkannt hat, wurde von KOROTNEW, und neuerdings für ähnliche Nesselkapselzellen der Randpapille von Haliclystus auricula von SCHLATER (1891) anders gedeutet. KOROTNEW hält nämlich die mittlere größere Anschwellung der Nesselzellen für eine besondere Zelle, und zwar für eine spindelförmige Ganglienzelle, durch welche die Fibrille der Nesselzelle nur durchtrete. SCHLATER dagegen hält diese Anschwellung sammt der Fibrille für eine Ganglienzelle, welche die Nesselzelle innervire. Beide Ansichten beruhen auf der irrigen Beobachtung, dass auch in dem Plasma um die Nesselkapsel ein Kern vorkommen könne, was nie der Fall ist, wie ich mich auf zahlreichen Macerationspräparaten der Tentakel von Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata überzeugen konnte. Niemals kommt es ferner vor, dass der fibrilläre Theil sich nach Art einer Ganglienzelle verzweigt, wie es SCHLATER beschreibt; eben so wenig treten Fibrillen von zwei vermeintlichen Ganglienzellen an eine Nesselzelle heran. Überdies kann man sich aus dem Auftreten von den Übergangsformen gut überzeugen, dass die gesammte Fibrille mit der Kernanschwellung und Nesselkapsel eine einheitliche Zelle darstellt. Im Ektoderm der Exumbrella findet man nämlich da, wo das Epithel hoch ist, Nesselzellen mit den ovalen großen Nesselkapseln, wie sie auch in den Tentakeln vorkommen, welche ebenfalls in einen Fuß ausgezogen sind, wobei dieser Fuß alle Abstufungen in Dicke und Länge zeigt, und bei einigen Zellen so fadenförmig fein wird, als bei den Nesselzellen aus den Tentakeln.

Außer den beschriebenen Nesselzellen kommen bei Craterolophus tethys noch andere vor, welche große ovale Nesselkapseln besitzen, aber nur verereinzelt getroffen werden (Fig. 7 *d*, Taf. XXIV). In ihrem Habitus sind sie der ersten Form ganz ähnlich und haben ebenfalls eine größere, den Kern enthaltende und kleinere Anschwellungen. Die Faser ist an der Basis etwas verdickt und endigt gabelig. Im Gegensatz zu der ersten Form haben diese Nesselzellen ein ziemlich langes, seitlich aufsitzendes, gewöhnlich gekrümmtes Cnidocil. Von dem vorderen Pol hängt in die Nesselkapsel ein keilförmiger, nach unten dickerer Stab, um welchen der Faden in einer Spirale gewunden ist. Die Wand dieser Nesselkapseln ist nicht glatt und homogen, wie die der länglichen Form, sondern wie runzelig und färbt sich besonders stark mit Eosin.

Einmal kam eine Missbildung der ersten Nesselzellenform mit zwei Nesselkapseln vor, welche auf der Fig. 10, Taf. XXIV, abgebildet ist.

Die Stützzellen (Fig. 7 *b*, *b*, Taf. XXIV), welche zwischen den Nesselzellen und anderen Elementen des Tentakelknopfes vorkommen, scheinen von indifferentem Charakter zu sein und stellen gewöhnliche nur sehr lang ausgezogene Ektodermzellen dar. Sie waren meist sehr schlecht erhalten und wurden gewöhnlich nur in Bruchstücken gefunden. Ihre Gestalt ist ziemlich wechselnd. Sie sind stets schmal, besonders in der basalen Hälfte. Der distale Theil ist bald dick, bald dünn und endigt mit ziemlich breiter, von Cuticula bedeckter Fläche. Basal von der Nesselkapsellage sind die Zellen immer mehr oder weniger angeschwollen, zuweilen auch mit zwei Anschwellungen versehen; in einer derselben liegt der Kern (Fig. 7 *e*, Taf. XXIV).

Drüsenzellen müssen auch im Tentakelknopf vorkommen, weil man auf Schnitten desselben (Fig. 6, Taf. XXIV) zwischen den Zellen unregelmäßige Körnchen findet, welche Drüsensekret sein dürften. Mit Hilfe dieses Sekretes geschieht wohl auch die Anheftung der Tentakel an fremde Gegenstände. Kling hat auch solche Drüsenzellen abgebildet. Ich konnte sie jedoch nicht finden, vermuthlich weil sie sich beim Maceriren schlecht erhalten.

Außer den Funktionen der Vertheidigungs-, Angriffs- und Bewegungsorgane, welche durch die eben beschriebenen Elemente bedingt werden, kommt den Tentakeln auch eine Sinnesfunktion zu. Dieselbe ergiebt sich aus dem Vorkommen besonderer Sinneszellen von sehr charakteristischer Form, wie sie nur den Tentakeln zukommt und sonst nirgends getroffen wird.

Diese Sinneszellen (Fig. 7 *c*, Taf. XXIV), welche bis jetzt übersehen wurden, die aber allen drei von mir untersuchten Lucernaridengattungen zukommen, sind weniger zahlreich, als die Nesselzellen; auf vier bis fünf der letzteren kommt vielleicht eine solche Sinneszelle. Sie sind lang, spindelförmig ausgezogen und den gewöhnlichen Ganglienzellen etwas ähnlich. Nur der distale, über der Kernanschwellung liegende Theil ist etwas dicker, ziemlich kurz und endigt mit einem Sinneskegel von der Form einer Pfeilspitze. Der letztere ist für diese Zellen sehr charakteristisch und durch ihn wird ihre Sinnesfunktion wohl genügend bewiesen. Er ist ziemlich lang, dreieckig, ragt über die den Tentakelknopf bedeckende Cuticula nach außen hervor und ist sicher das Gebilde, was KLING für das Cnidocil der Nesselzellen gehalten hat. An seiner Basis sieht man gewöhnlich zwei seitliche dunkle Punkte, ähnlich wie bei den Nesselzellen. Auf Schnitten sind die Sinneskegel meist schwer wahrzunehmen und schlecht erhalten. Am besten kann man sie auf Macerationspräparaten sehen, deren Epithel noch theilweise zusammenhängt, und sich von ihrer Lage zwischen den Nesselzellen überzeugen.

Die Kernanschwellung der Sinneszellen ist größer, als die der Nesselzellen. Danach kann man beide Zellenarten sehr leicht unterscheiden; dazu kommt noch, dass die Anschwellungen der ersteren viel mehr distal liegen, wie es aus dem Vergleich der gegenseitigen Lage der Zellen auf der Fig. 7, Taf. XXIV, zu ersehen ist.

Wie diese Sinneszellen basalwärts endigen, konnte ich nicht feststellen, weil sie, im Gegensatz zu den viel resistenteren Nesselzellen, stets sehr schlecht erhalten und an der Basis abgerissen waren. Ich kann desshalb nicht sagen, ob sie ähnlich den Nesselzellen an der Gallerte sich ansetzen, oder, was viel wahrscheinlicher ist, unten in eine Faser auslaufen, welche in die weiter unten zu beschreibende Nervenfaserschicht umbiegt und zur Bildung derselben beiträgt. Am basalen fadenförmigen Theile der Zelle kann man auch Varicositäten erkennen.

Außer den Sinneszellen kommen den Tentakelknöpfen Ganglienzellen zu, und zwar ebenfalls von einer besonderen Form, welche nur in den Tentakeln von mir gefunden wurde, was wahrscheinlich mit der Sinnesfunktion der Tentakel zusammenhängt. Diese höchst typische Ganglienzelle ist auf der Fig. 11 *b*, Taf. XXIV, abgebildet. Der im oberen Theil ziemlich breite, nach unten sich verschmälernde Protoplasmaleib derselben geht unten in zwei feine Fasern aus, welche ihrerseits sich wieder verästeln. Auch aus dem mittleren Theil des Protoplasmaleibes entspringt ein kürzerer Fortsatz, mit Andeutung auf Zweitheilung. Der runde Kern liegt im unteren verengerten Theile der Zelle. Eine solche typische reichverzweigte Ganglienzelle kam mir leider nur einmal vor, vermuthlich weil diese Zellen sehr wenig erhaltungsfähig sind. Fig. 11 *a*, Taf. XXIV, zeigt eine andere, weniger typische Ganglienzelle. Dieselbe hatte die Form eines Dreieckes, dessen Spitzen in drei fadenförmige Fortsätze ausgezogen waren.

Ob gewöhnliche spindelförmige Ganglienzellen vorkommen, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, denn über einige solche Ganglienzellen, welche hier vorkamen, war ich nicht sicher, dass sie wirklich hierher gehören oder nur zufällig hierher gerathen waren. Außerdem konnte ich auf Macerationspräparaten noch feine Fasergeflechte finden, welche vielleicht von den abgerissenen Enden der Sinnes- und Ganglienzellen gebildet waren.

Meine Bemühungen, die Art der Verbindung der Nervenfasern mit den Nesselzellen festzustellen, blieben leider erfolglos. Zwar endigen letztere unten manchmal, wie es erwähnt wurde, mit feinen Ausläufern, dieselben sind aber immer kurz und kaum nervös (Fig. 7 a_1, a_2, *d*; Taf. XXIV). Die Nesselzellen könnten schließlich auch ohne Innervirung funktioniren, wie es bei denen der Nesselbatterien sicher der Fall ist, obwohl das in den Tentakelknöpfen weniger begreiflich erscheint.

Auf Schnitten kann man alle diese Zellformen unterscheiden, wenn auch manchmal nur andeutungsweise. Hier bewirken sie den Anschein besonderer Schichten, wie es aus Fig. 6, Taf. XXIV, zu ersehen ist. Dieselbe stellt ein Stück des Schnittes durch das Ektoderm des Tentakelknopfes von Caterolophus tethys dar. Die distalste Schicht wird gebildet von den Nesselkapseln, die zweite (*Sz*) durch die größeren Anschwellungen der Sinnes- und Stützzellen, zwischen welchen auch Sekretkörnchen wahrgenommen werden. Die darauf folgende Schicht besteht aus kleineren Anschwellungen der Nesselzellen. Die tiefste, die Basis des Epithels einnehmende Schicht (*nf*) erscheint auf Schnitten feinkörnig, färbt sich charakteristisch mit Eosin und besteht ohne Zweifel aus den feinsten Nervenfasern, welche ich auf Macerationspräparaten gefunden habe. Wenn der Schnitt den Tentakelknopf etwas schief trifft, so erscheint die Nervenfaserschicht nicht nur feinkörnig, sondern man kann in derselben dann sehr feine Faserzüge erkennen. Diese Schicht wird wohl von den fadenförmigen Fortsätzen der oben beschriebenen Sinneszellen gebildet. Aber auch Ganglienzellen dürften hier vorkommen, denn man sieht zuweilen an der distalen Grenze dieser Schicht einzelne runde Kerne, welche zu Ganglienzellen gehören müssen.

Die Nervenfaserschicht ist etwa 11 μ dick bei 84 μ der Gesammtdicke des Epithels. Von der Gallerte wird sie durch eine Reihe dunkler Punkte abgegrenzt, welche die angeschwollenen Basalenden der Zellen repräsentiren.

Dieselben Schichten, wie überhaupt ganz ähnliche Zusammensetzung, zeigen die Tentakelknöpfe von Lucernaria campanulata und Haliclystus octoradiatus. Auf den Übersichtsbildern (Fig. 6 und 7, Taf. XXIII), welche Schnitte durch Arme von Haliclystus octoradiatus darstellen, ist die Nervenfaserschicht mit blauer Farbe angedeutet. Auch bei diesen Lucernariden, wie man es besonders gut auf Schnitten von Haliclystus octoradiatus sehen kann, sind Sinneszellen vorhanden, mit hervorragenden Sinneskegeln. Dieselben sind hier weniger schlank als bei Craterolophus tethys, an der Basis dicker und leicht hakenförmig gekrümmt. Auch bei der letztgenannten Lucernaride sind die Sinneskegel der Schnitte viel dicker als auf Macerationspräparaten, was vielleicht davon herrührt, dass dieselben auf Schnitten mit Schleim bedeckt sind. Bei Haliclystus octoradiatus ist im Gegensatz zu Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys in den Tentakeln, wie überhaupt im Ektoderm der Subumbrella die größere ovale Form der Nesselkapseln die herrschende.

Der Tentakelstiel.

Das Epithel des Tentakelstiels besteht aus Epithelmuskelzellen (Fig. 17, Taf. XXIV), welche eine längsverlaufende Muskulatur bilden. Korotnew beschreibt auch eine Ringmuskulatur am Stiel, aber Kling bemerkt schon mit Recht, dass Korotnew Falten, welche sehr regelmäßig angeordnet und der Muskulatur täuschend ähnlich sein können, für Muskulatur gehalten hat, da Ringmuskulatur hier vollständig fehlt. Neben typischen Epithelmuskelzellen, deren Protoplasmaleib hoch und cylinderförmig, distal etwas verbreitert und mit Cuticula bedeckt ist, wobei man unter der Cuticula eine Reihe schwarzer Punkte sieht (Fig. 17, Taf. XXIV), findet man bei der Isolation auch Muskelfasern mit nur spärlichem Protoplasma, das einen länglich ovalen Kern enthält. Diese Muskelfasern erinnern schon mehr an die der Längs- und Randmuskeln. Von Interesse ist die schiefe Streifung, welche man an den Muskelfasern sieht. Dieselbe ist außerordentlich zart und schwer wiederzugeben und nicht an allen Muskelfasern zu beobachten; auch kommen an gestreiften homogen erscheinende Strecken vor. Die Streifung wird wohl den Einkerbungen an den Rändern der Fasern zuzuschreiben sein (Fig. 12, Taf. XXIV). Wo die Faser zufällig zerrissen ist, erscheint sie aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt.

Außerdem trifft man in den Tentakelstielen, aber auch in den Längsmuskeln des Bechers, Fasern, welche im Gegensatz zu den oben beschriebenen nicht stark lichtbrechend sind, matt aussehen und sich ganz homogen färben (Fig. 13, Taf. XXIV). Diese letzteren Elemente sind stellenweise verbreitert und beiderseits spitz. Einmal habe ich eine leichte Andeutung eines Protoplasmahofes gesehen. Was diese Zellen in morphologischer und physiologischer Beziehung sind, kann ich nicht sagen.

Der Tentakelstiel enthält auch Nervenelemente, wie es mir auf Macerationspräparaten nachzuweisen gelang. Zwischen den Muskelfasern findet man nämlich Nervenfasern und Ganglienzellen (Fig. 14, Taf. XXIV). Die Ganglienzellen (*a*), die ich mehrmals finden konnte, gehörten unzweifelhaft den Muskeln an, da sie entweder ganz oder wenigstens mit ihren Fortsätzen zwischen den Muskelfasern lagen. Ferner kommen hier noch Zellen vor, welche von den gewöhnlichen Ganglienzellen etwas abweichen (*b*). Sie besaßen einen langgestreckten Protoplasmaleib, welcher ganz platt und wenig körnig war, im Gegensatz zu den zuerst beschriebenen. Ein Unterschied in den fadenförmigen Fortsätzen war nicht zu finden. Eine ganz ähnliche Zelle kam mir auch im exumbrellaren Ektoderm von Craterolophus tethys vor.

Die Verbindung der Nerven- und Muskelelemente konnte ich nicht sicher feststellen. Nur einmal fand ich eine Epithelmuskelzelle, welche an ihrer Faser eine rundliche Protoplasmaanhäufung trug, von der eine feine, möglicherweise nervöse Faser entsprang (Fig. 17, Taf. XXIV).

Das Entoderm der Tentakel.

Das Entoderm, welches den Kanal des Tentakelstieles auskleidet, ist eigenthümlich modificirt und scharf von den übrigen Entodermpartien der Gastralhöhle abgesetzt. Selbst die kleinen Strecken, welche einzelne Tentakelkanäle von einander trennen und welche bei Haliclystus octoradiatus durch die stärkere Ausbildung der Gallerte an solchen Stellen zapfenartig oder »ampullenartig« in die Gastralhöhle des Armes herabhängen, sind vom gewöhnlichen Entoderm ausgekleidet (Fig. 7, Taf. XXIII).

Dies modificirte Entoderm besteht nach KLING aus Stützzellen, welche vermöge ihrer Elasticität den durch seine Längsmuskeln kontrahirten Tentakel wieder strecken und aufrichten. Da ich dies Entoderm auf Macerationspräparaten gut studiren konnte, will ich es genauer beschreiben. Es ist zusammengesetzt aus langen (36—40 μ) Zellen, welche aus hyaliner, sich nicht färbender Substanz bestehen (Fig. 8, Taf. XXIV). Meistens sind sie gleichmäßig dick, innen abgerundet, die Basis dagegen ist etwas verbreitert und gekrümmt, wobei ihr Rand stark lichtbrechend erscheint. Sie tragen, wie ich an einigen, besonders gut erhaltenen Zellen sah, ein oder zwei ziemlich lange Cilien (Fig. 8 *a*). Manchmal läuft das innere Zellende in einen dünnen Fortsatz aus (Fig. 8 *b*). Manche können in der Mitte sehr dünn sein, um Platz für die hier in großer Menge auftretenden Drüsenzellen zu geben, und nach oben und unten sich wieder erweitern (Fig. 8 *c*). Der runde ziemlich kleine Kern liegt stets im inneren Theil der Zelle, wo sich auch stärker färbendes Protoplasma mit den darin eingeschlossenen, gelbbraunen Pigmentkörnchen befindet.

Die Drüsenzellen (Fig. 9, Taf. XXIV), welche schon KLING erwähnt und welche nicht nur im Entoderm der Tentakel, sondern auch im übrigen Entoderm der Gastralhöhle gefunden werden, sind sehr zierliche, flaschenähnliche Gebilde. An der Basis sind sie rundlich oder birnförmig und tragen einen dünnen scharf abgesetzten und stark lichtbrechenden mehr oder weniger langen Hals, welcher innen knopfartig endigt. Die körnige innere Masse enthält einen runden, ziemlich kleinen Kern mit Nucleolus. Auf Schnitten sind diese Drüsenzellen, vermuthlich in Folge anderer Fixirungsmethoden und der Behandlung mit Alkohol, bei Eosinfärbung homogener gefärbt und dabei wie aus einzelnen Stücken zusammengesetzt, etwa wie eine Chitonschale.

Äußere Tentakel mit modificirten Stielen.

Eigenthümlich modificirt sind die äußeren, d. h. auf der exumbrellaren Seite der Arme stehenden Tentakel von Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata, wie es schon mehrere Forscher bemerkten (Milne-Edwards, Keferstein und Korotnew für Lucernaria campanulata, Taschenberg für Craterolophus tethys). Bei Lucernaria campanulata sind es sechs bis sieben außenstehende Tentakel, deren Stiel viel dicker ist und eine besondere histologische Zusammensetzung zeigt. Dieselbe wurde aber noch nicht richtig erkannt.

Das ektodermale Epithel ist hier hoch, enthält auf den Schnitten zwei Reihen von Kernen und ist ein eigenthümliches Drüsenepithel. Es besteht, wovon ich mich an günstigen Stellen bei Craterolophus tethys überzeugen konnte, aus zwei Formen von Zellen (Fig. 1, Taf. XXIII). Die einen sind lang, fadenförmig, in der Mitte mit einer spindelförmigen, den Kern enthaltenden Anschwellung. Distalwärts sind sie etwas verbreitert, auch basalwärts endet der fadenförmige Theil mit einer queren Platte. Die Kerne dieser Zellen bilden die obere Kernreihe des Epithels. Dazwischen stehen Drüsenzellen, welche auf einem deutlich abgesetzten Fuß sitzen. Der Fuß bildet $^1/_4$ oder $^1/_5$ der ganzen Länge der Zelle. Die Zelle selbst ist entweder schlauchförmig oder in der Mitte eingeschnürt, um der Anschwellung der ersten Zellform Platz zu geben. An der Übergangsstelle in den Fuß liegt ein undeutlicher, wahrscheinlich geschrumpfter Kern; daher rührt die untere Reihe der Kerne im Epithel. Was diese Drüsenzellen vor allen anderen auszeichnet, ist der Inhalt, welcher aus kleinen bakterienähnlichen Stäbchen besteht, was man noch deutlicher sieht, wenn der Inhalt aus der Zelle herausgetreten ist. Im Gegensatz zu den anderen Drüsenzellen des Ektoderms, färben sich diese Zellen stark mit Eosin.

Außer diesen zwei Zellformen kommen hier noch die gewöhnlichen, sich nicht färbenden Drüsenzellen des exumbrellaren Ektoderms ziemlich häufig vor. Das Vorhandensein derselben zeigt uns, dass wir es mit der Fortsetzung des exumbrellaren Ektoderms, welches etwas modificirt ist, zu thun haben; denn das Ektoderm der Subumbrella, welches in das Ektoderm der anderen Tentakel unmerklich übergeht, scheint überhaupt keine oder nur sehr wenige, auf Schnitten nicht wahrnehmbare Drüsenzellen zu enthalten.

Das geschilderte Epithel nimmt jedoch nicht den ganzen Kreisumfang des Stieles der äußeren Tentakel ein, denn auf der anderen, gegen die übrigen Tentakel gekehrten inneren Seite findet sich gewöhnliches Muskelepithel, wie bei den anderen Tentakeln. Die Funktion dieses Drüsenepithels ist wahrscheinlich die, den Tentakeln zu helfen sich mittels des klebrigen Sekretes an fremde Gegenstände anzuheften.

Kling hat die Zusammensetzung dieses Ektoderms übersehen, da er sagt, dass die äußeren Tentakel dasselbe Ektoderm wie die Exumbrella haben. Taschenberg erwähnt die verdickten Tentakel, nur meint er irrthümlicher Weise, wie auch Korotnew, dass das Epithel hier mit Nematocystenzellen angefüllt sei, was ich nie beobachtet habe. Keferstein bemerkte die modificirten Tentakel bei Lucernaria campanulata und schreibt ihnen die Fähigkeit zu, sich wie Saugnäpfe anzuheften.

Es ist möglich, dass dem Drüsenepithel der äußeren Tentakel Nervenfasern zukommen. Wenigstens sieht man auf Schnitten unter den Kernen der Drüsenzellen eine feinkörnige, mit Eosin sich färbende Schicht, in welcher man zuweilen auch eine horizontal verlaufende Streifung erkennen kann. Ganglienzellen kommen zwischen den Zellen vielleicht auch vor, weil man hier und da vereinzelte tiefer liegende Kerne beobachtet.

Die Cuticula, welche dieses Drüsenepithel bedeckt, ist auf Schnitten vertikal gestreift (Fig. 1, Taf. XXIII), wie man solche Streifung auch auf den gewöhnlichen durch Maceration isolirten Zellen des exumbrellaren Ektoderms sehen kann (Fig. 8, Taf. XXII). Sie erscheint außerdem wie aus helleren und dunkleren Stellen zusammengesetzt. Die helleren entsprechen den Drüsenzellen und besitzen wohl eine besondere Beschaffenheit, welche dem Sekret nach außen herauszutreten erlaubt. Auf der Cuticula sieht man zuweilen Fortsätze; zu welchen Zellen dieselben gehören, gelang nicht festzustellen. Wenn sie zu den spindelförmigen Zellen des Drüsenepithels gehören, so muss man letztere für Sinneszellen halten, was aber sehr unwahrscheinlich ist.

b. Die Randpapille.

Die Randpapillen sind ebenfalls Organe, in welchen man Nervengewebe zu finden erwarten durfte, da sie als Homologa der Sinneskolben der übrigen Scyphomedusen betrachtet werden. Von den drei von mir untersuchten Arten besitzen Craterolophus tethys und Haliclystus octoradiatus Randpapillen, Lucernaria campanulata dagegen fehlen sie gänzlich. Dabei sind sie bei der ersten Gattung klein, rudimentär, und leicht zu übersehen, kommen nicht immer und in wechselnder Zahl vor, bei Haliclystus octoradiatus dagegen erreichen sie eine sehr ansehnliche Größe. Aber nicht nur in der Größe, sondern auch in dem histologischen Bau und, was damit aufs innigste verbunden ist, in der Funktion ist hier ein Unterschied zu konstatiren.

Die Randpapillen von Craterolophus tethys sind den gewöhnlichen Tentakeln durchaus ähnlich. Sowohl der Stiel, als auch der normal entwickelte Nesselknopf haben denselben histologischen Bau. Auch in Bezug auf das Nervensystem sind ganz übereinstimmende Verhältnisse vorhanden. Das Ektoderm des Nesselknopfes enthält, so weit man nach Schnitten urtheilen kann, außer den Nesselzellen und anderen Elementen, die Sinneskegel tragenden Sinneszellen und an seiner Basis nimmt man eine feinkörnige, mit Eosin sich färbende Nervenfaserschicht wahr.

Das Ektoderm des Stieles der Randpapille zeigt nur in so fern eine Abweichung, als die Muskulatur hier sehr schwach entwickelt ist, keineswegs aber gänzlich fehlt, wie es Taschenberg angiebt.

Auch das Entoderm der Randpapille unterscheidet sich nicht im geringsten von dem Entoderm der Tentakel.

Die Randpapillen von Haliclystus octoradiatus weichen dagegen von den normal entwickelten Tentakeln sehr stark ab. Es sind annähernd kugelige, auf einem sehr kurzen Stiele sitzende, innerlich hohle Gebilde (Fig. 8, Taf. XXIII). Das ektodermale Epithel, welches sie bedeckt, ist mit dem Drüsenepithel der Stiele der äußeren modificirten Tentakel von Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata vollkommen identisch. Von dem Nesselknopf ist keine Spur vorhanden, im Gegensatz zu Haliclystus auricula, bei welchem die Randpapillen nach Clark noch Reste des Nesselknopfes besitzen. Somit entspricht die ganze Randpapille von Haliclystus octoradiatus nur dem verdickten Stiele der äußeren Tentakel von Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys.

Damit hängt auch zusammen, dass die Randpapillen beider Arten (Craterolophus tethys und Haliclystus octoradiatus) verschiedene Funktionen zu verrichten haben, indem die kleinen, sehr oft fehlenden, in der von dem Rand der Exumbrella und dem Randmuskel gebildeten Furche verborgenen Randpapillen von Craterolophus tethys kaum als Lokomotionsorgane, sondern mehr als Schutz- und Sinnesorgane, ähnlich wie die Tentakel funktioniren; wogegen die stark entwickelten Randpapillen von Haliclystus octoradiatus mit dem Fehlen des Nesselknopfes die Schutzfunktion nicht mehr zu verrichten im Stande sind, desto besser aber, wie ich mich bei der Beobachtung der lebenden Thiere überzeugen konnte, als Lokomotionsorgane funktioniren. Mit ihrer Hilfe kann Haliclystus octoradiatus förmlich kriechend sich fortbewegen. Hier haben also die Randpapillen dieselbe Aufgabe wie die modificirten Tentakel der beiden anderen Lucernaridengattungen. Es scheint, dass sie sich auch einander ersetzen können, denn bei Haliclystus octoradiatus unterbleibt die Entwicklung des Drüsenepithels an den Stielen der äußeren Tentakel; dagegen kommen so modificirte Tentakel Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata zu, bei welchen die Randpapillen entweder tentakelähnlich ausgebildet sind oder gänzlich fehlen, wie bei der letzten Gattung. Schon KEFERSTEIN (1863) hat diesen Schluss aus dem Vergleich der Lucernaria campanulata mit Haliclystus octoradiatus gezogen.

Damit hängt vielleicht auch zusammen, dass die Tentakel von Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys, bei welchen die Lokomotion ausschließlich durch Tentakel geschieht, größere und mit Einsenkung versehene Nesselknöpfe besitzen, als die von Haliclystus octoradiatus, bei welchem dieselben von rundlicher, kleiner und zum Ansaugen weniger geeigneter Form sind. Auf diesen Unterschied hat KEFERSTEIN ebenfalls aufmerksam gemacht.

In Übereinstimmung mit dem Drüsenepithel der modificirten Tentakel von Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys besteht das Ektoderm der Randpapillen von Haliclystus octoradiatus aus drei Zellarten: aus den eigenthümlichen, auf einem Fuß sitzenden Drüsenzellen mit wie aus Stäbchen bestehendem, sich mit Eosin stark färbendem Inhalt, aus den Stützzellen und aus den gewöhnlichen Drüsenzellen der Exumbrella. Diese Zellen bilden auch hier im Epithel zwei Reihen von Kernen. Die gewöhnlichen Drüsenzellen sind besonders stark am Scheitel der Randpapille angehäuft, wo sie als weißlicher Fleck erscheinen. Solche Anhäufung von Drüsenzellen hat schon KOROTNEW abgebildet. Die Zellen, welche ich als Stützzellen bezeichne, werden, obwohl sie lang und spindelförmig sind, wie im Drüsenepithel der modificirten Tentakel, keine Sinneszellen, sondern von indifferentem Charakter sein, weil sie keine Andeutung nervöser Fortsätze zeigen; sie sind daher wohl sicher nur Stützzellen. An der Basis des Epithels nimmt man auch hier eine feinkörnige, aber wenig deutliche Schicht wahr, welche vermuthlich ebenfalls den Nervenfasern angehört. In der Tiefe des Ektoderms sieht man hier und da einzelne Kerne, welche Ganglienzellen angehören können. Aus dieser Beschaffenheit des Epithels geht hervor, dass die Randpapille von Haliclystus octoradiatus kein Sinnesorgan ist, sondern ausschließlich zur Lokomotion dient.

Im Gegensatz zu Craterolophus tethys ist an der Basis der Randpapille von Haliclystus octoradiatus ein sehr ansehnlicher Nervenapparat entwickelt, was ebenfalls mit der Verwendung der Randpapille zur Lokomotion zusammenhängt. Der sehr kurze Stiel, welcher die kugelige Randpapille trägt (Fig. 8, Taf. XXIII), ist auf der subumbrellaren Seite mit hohem Nervenepithel bekleidet. Dieses Nervenepithel (*N.ep*) fehlt auf der exumbrellaren Seite des Stieles, umgiebt denselben also nur halbkreisförmig. Außerdem grenzt dasselbe unmittelbar an den Randmuskel, unterhalb welchem die Randpapille entspringt, wie Fig. 8, Taf. XXIII, es zeigt. Die Höhe des Nervenepithels beträgt 34 μ, also etwas weniger als die Höhe eines solchen an den Armspitzen. Es ist auf der Fig. 5, Taf. XXIII, bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Aus derselben kann man entnehmen, dass das Nervenepithel dem der Armspitzen gleicht, nur fehlen ihm die Nesselzellen vollkommen. Auch hier gehen die Stützzellen bis zur Gallerte und durchsetzen die Nervenfaserschicht gruppenweise. Die nervösen Zellen dagegen biegen in die letztere um. Eben so liegen hier einzelne Kerne auf der Nervenfaserschicht oder selbst in derselben. Sie sind aber in größerer Zahl vorhanden als im Epithel der Arme und ihre Zugehörigkeit zu Ganglienzellen der Nervenfaserschicht tritt deutlicher hervor. Letztere erreicht etwa die halbe Höhe des ganzen Epithels.

Die Nervenfasern steigen aus diesem Epithel auch in die Randpapille selbst hinauf, wo man sie eine Strecke weit verfolgen kann. Schon daraus darf man schließen, dass das ganze die Randpapille bedeckende Ektoderm Nervenfasern enthalten muss. Auch in den angrenzenden Randmuskel wird wohl das Nervenepithel Fasern schicken. Nach außen ist es mit einer ziemlich dicken Cuticula bedeckt, über welche keine Fortsätze hinausragen. Daraus und aus dem ganzen Charakter der Zellen folgt wohl, dass das Nervenepithel, eben so wie das der Arme, ein motorisches Nervencentrum ist, um so mehr, da auch die Randpapille selbst kein Sinnes-, sondern ein Lokomotionsorgan darstellt.

Die verhältnismäßig starke Ausbildung des Nervenapparates wird aber wohl nicht durch die Muskulatur der Randpapille bedingt, welche sehr schwach entwickelt ist, sondern hauptsächlich durch den Reichthum an Drüsenzellen im Epithel, die ebenfalls innervirt werden müssen, um das klebrige Sekret zur Anheftung abzuscheiden.

Die schwach entwickelte Muskulatur der Randpapille ist aut Schnitten leicht zu übersehen, wie es auch Keferstein (1863) und Korotnew (1876) erging. Nur wenn der Schnitt das Ektoderm von der Fläche trifft, treten die Muskelfasern gelegentlich deutlich hervor. Ich habe solche im Bereiche der Anhäufung der großen Drüsenzellen, in der Nähe des Scheitels der Randpapille auf einem tangentialen Schnitt gefunden. Entsprechend der schwachen Entwicklung der Muskulatur wird vermuthlich auch die aktive Bewegung der Randpapillen gering sein. Vielmehr werden ihre Bewegungen, das Neigen und Aufrichten, durch die Kontraktion des Randmuskels verursacht. Ihre Lage wird bei der Kontraktion des Randmuskels sehr verändert, wie man es an lebenden Thieren sehen kann.

Das Entoderm der Randpapille ist ebenfalls etwas abweichend von dem der Randpapille von Craterolophus tethys und besteht aus niedrigen, den gewöhnlichen entodermalen mehr ähnlichen Zellen.

Die Randpapillen von Haliclystus octoradiatus wurden von Korotnew (1876) nach ihrer äußeren Form beschrieben. Auch bespricht er die drüsige Beschaffenheit des Epithels, das er mit dem der Haftscheibe des Fußes für identisch hält. Diese Ähnlichkeit ist auch wirklich vorhanden. Nur sind die basalen Enden der Drüsenzellen der Haftscheibe ebenfalls breit und nicht zu einem Fuß abgesetzt, wie die der Randpapille. Die indifferenten Ektodermzellen der Haftscheibe (Fig. 18, Taf. XXIV) sind sehr lang und schmal, entsprechend der bedeutenden Höhe des ganzen Epithels und sind den indifferenten Zellen des Drüsenepithels der äußeren Tentakel von Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys und der Randpapille von Haliclystus octoradiatus ähnlich. Diese Ähnlichkeit bestärkt mich in der Ansicht, dass das Drüsenepithel der Randpapille keine Sinneszellen enthält und die spindelförmigen Zellen desselben nur Stützzellen sind. Der basale Theil dieser Zellen in der Haftscheibe ist verbreitert (Fig. 18, Taf. XXIV) und mit fadenförmigen Fortsätzen versehen, welche wohl zur Anheftung an die Gallerte dienen.

Noch eingehender beschrieben Clark (1881) und Schlater (1891) die Randpapillen von Haliclystus auricula. Nach Schlater's Angaben besitzen dieselben einen wohl entwickelten Nesselknopf und sind somit den äußeren Tentakeln von Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys vollkommen ähnlich. Möglicherweise war es aber ein junges Individuum, welches Schlater untersuchte, da Clark für dieselbe Art angiebt, dass die Randpapillen in der Jugend den Tentakeln ganz ähnlich sind, und erst später einen abweichenden Bau erhalten. Das geht so vor sich, dass ihr Stiel immer dicker wird, indem sich zuerst an einer kleinen Stelle Drüsenzellen ansammeln; später verbreitert sich das so modificirte Epithel in Form eines Ringwalles über den ganzen Umfang des Stieles, so dass schließlich der Nesselknopf davon eingeschlossen wird und relativ sehr klein, in Form eines kleinen, Nesselzellen enthaltenden Höckers erscheint, der leicht übersehen wird.

Bei Haliclystus octoradiatus sind dagegen keine Spuren des Nesselknopfes und der Nematocystenzellen mehr vorhanden, eben so wenig etwas von der Furche, in welcher der Rest des Nesselknopfes bei Haliclystus auricula liegt. Die Umbildung der Randpapille ist also hier noch weiter gegangen. Allerdings giebt Korotnew an, dass Nematocystenzellen zuweilen auch bei dieser Art vorkommen können, was ich nie fand. Wahrscheinlich hat er sie bei jüngeren Thieren gefunden.

4. Mundrohr.

Es lag nahe im Ektoderm des Mundrohres, welches kontinuirlich in das Ektoderm der subumbrellaren Wand übergeht, Nervenzellen zu suchen. Das Vorkommen von longitudinal verlaufenden Epithelmuskelzellen in demselben (cirkuläre Muskulatur, welche Korotnew beschreibt, existirt nicht) und die ganze Funktion des Mundrohres lassen das Vorhandensein von Nervengewebe erwarten. Trotz sehr sorgfältiger Untersuchung der Macerationspräparate des Mundrohres von Lucernaria campanulata konnte ich jedoch mit Sicherheit keine Nervenzellen finden. Allerdings wurden zwei Ganglienzellen beobachtet, die aber eben so gut aus dem Ektoderm der Subumbrella zufällig in die Präparate gerathen sein könnten. Fasergeflechte fehlten hier auch. Nur einmal lag eine kurze, feine Faser vor, an eine Muskelfaser angeheftet oder vielleicht auch mit ihr verbunden (Fig. 15 *e*, Taf. XXIV). Die Schnitte ließen ebenfalls nichts von Nervengewebe im Mundrohre erkennen.

Die Epithelmuskelzellen im Mundrohre der Lucernaria campanulata sind denen der Tentakelstiele von Craterolophus tethys, bei welchem sie überhaupt nur untersucht wurden, nicht ähnlich. Im Gegensatz zu den letzteren Epithelmuskelzellen, bei welchen der Protoplasmaleib der Faser aufsitzt und die Faser scharf abgesetzt erscheint (Taf. XXIV, Fig. 17), haben die Epithelmuskelzellen des Mundrohres keine so scharf abgesetzte Fasern. Hier liegt nicht der Protoplasmaleib der Faser an, sondern die zwei basalen Ecken der

Zellen sind in mehr oder weniger lange Fasern ausgezogen (Fig. 15, Taf. XXIV), wobei beide letzteren keine einheitliche Fasern darstellen, vielmehr unter einem spitzen Winkel zu einander von der Zelle abgehen. Einige Zellen sind sogar spindelförmig und würden Ganglienzellen vollkommen ähnlich sein, wenn ihre Fasern nicht so breit wären (Fig. 15 *b*). Auch in ihrem ganzen Verlauf sind die faserartigen Ausläufer dieser Zellen von unregelmäßiger Dicke im Gegensatz zu den typischen Muskelfasern der Tentakelstiele. Außerdem sind sie nicht so stark lichtbrechend wie diese, färben sich matt und blass und geben zuweilen auch Zweige ab (Fig. 15 *a*). Überhaupt macht das Aussehen dieser Epithelmuskelzellen den Eindruck, als ob sie noch nicht so differenzirt wären wie die typischen Epithelmuskelzellen.

Ob dieser mehr indifferente Charakter der Muskelzellen mit dem Fehlen der Ganglienzellen im Mundrohre zusammenhängt, ob diese Epithelmuskelzellen vielleicht direkt Reize aufnehmen und mittels ihrer wenig differenzirten Fortsätze auch auf die anderen hinleiten können, möchte ich nicht unbedingt verneinen. Auch das Fehlen von Sinneszellen spräche in diesem Sinne.

Einmal konnte ich zwei Zellen (Fig. 16 *a*, *b*) finden, welche feinere Fortsätze hatten. Eine von ihnen hatte zwei von denselben (*a*), aber den bipolaren Ganglienzellen war sie im Ganzen nicht sehr ähnlich, vielmehr glich sie den spindelförmigen Epithelmuskelzellen. Die andere hatte drei Fortsätze. Mehr solcher Zellen kamen mir nicht vor.

Bei der zeitigen Unmöglichkeit die Maceration zu wiederholen, kann ich auch die ganze Frage betreffs des Nervensystems des Mundrohres nicht endgültig entscheiden.

5. Entoderm des Gastralraumes.

Auch im Entoderm der Exumbrella, sowie im Entoderm der Subumbrella, gelang es mir, wenn auch nur andeutungsweise, Nervenzellen nachzuweisen. Dass die Nervenelemente im Entoderm überhaupt vorkommen können, ist nach den Untersuchungen von R. und O. Hertwig (1879) über die Actinien und C. Schneider (1890) über Hydra erwiesen. Bei den Lucernariden erscheint zwar die Entwicklung der Nervenzellen im Entoderm nicht so nothwendig als bei den Actinien, da ersteren die entodermale Muskulatur, welche bei den Actinien so stark entwickelt ist, völlig fehlt.

Das Entoderm der Lucernariden ist wenig differenzirt und besteht aus gleichartigen Zellen, welche nur in ihrer Höhe variiren, ausgenommen in den Tentakeln, wo die Entodermzellen besonders hoch sind, und aus hyaliner, sich nicht färbender Substanz bestehen (Taf. XXIV, Fig. 8 *a*, *b*, *c*). Nur selten findet man im Entoderm Nesselzellen, dagegen sehr viele Drüsenzellen.

Bei der Untersuchung der Gallerte der Exumbrella, von welcher beide Epithelschichten wegmacerirt waren, so dass nur noch einzelne Zellen anhingen, konnte ich Ganglienzellen auf der Entodermseite finden. Dieselben waren denen des Ektoderms vollkommen ähnlich, wesshalb ich keine besondere Abbildung von ihnen gebe. Auch abgerissene feine Fasern waren an solchen Präparaten wahrzunehmen, an welchen auch Varicositäten nicht fehlten. Einige der Fasern schienen mit Entodermzellen in Verbindung zu stehen. Auch eine entodermale Sinneszelle konnte ich einmal finden, noch im Zusammenhang mit einer typischen Entodermzelle, wodurch ihre Zugehörigkeit zum Entoderm unzweifelhaft erscheint. Diese Sinneszelle, welche auf der Fig. 5, Taf. XXIV abgebildet ist, unterschied sich von solchen des Ektoderms wesentlich. Sie lief nur in einen Fortsatz aus, und der Protoplasmaleib ist beinahe cylinderförmig. Die Faser war ziemlich lang und fein, wenn auch wahrscheinlich nicht in ganzer Länge erhalten. Vermuthlich trug diese Zelle auch ein Sinneshaar, das bei der Konservirung verloren ging.

Auf den Schnitten ließ sich im Entoderm von Nervenzellen nichts nachweisen.

Im Entoderm der subumbrellaren Wand ist es mir noch weniger gelungen, Nervenzellen zu studiren. Alles, was ich hier sehen konnte, war eine feine Streifung in einem kleinen Stück noch wenig macerirten Entoderms, welche im oberen Theil des Bechers, dem Randmuskel nahezu parallel verlief und welche, da die Muskulatur hier fehlt, vermuthlich Nervenfasern zugeschrieben werden muss.

Außer den Wänden des Magens und der Radiärtaschen überkleidet das Entoderm noch die Gastralfilamente und die Geschlechtsorgane. Die letzteren entstehen sogar als Einstülpungen des Entoderms in die Gallerte. Es lag mir nahe Nerven auch hier zu suchen. Am Ausführgang der Genitalsinusse kann man auch eine, jedoch sehr schwache Andeutung davon finden. Die basale Region des Epithels solcher Ausführgänge wird nämlich von Eosin stärker gefärbt, was von Nervenfasern herrühren kann.

Auch die Gastralfilamente müssen Nerven enthalten, weil sie sich in der Gastralkavität wurmförmig hin und her bewegen und also Muskulatur besitzen müssen. Ich konnte aber auf den Schnitten keine Andeutung von Nervengewebe finden, eben so wenig aber auch Muskelfasern wahrnehmen. Daraus geht aber durchaus nicht hervor, dass Muskeln und Nerven hier wirklich fehlen, denn das Vorkommen von Muskeln in den Gastralfilamenten hat CLARK (1881) für Haliclystus auricula festgestellt und Nerven lassen sich auf Schnitten nur bei stärkerer Entwicklung wahrnehmen.

6. Zusammenstellung der gewonnenen Resultate.

Die von mir beobachteten Verhältnisse des Nervensystems kann ich kurz folgendermaßen zusammenfassen mit Hinweis auf die Arten, an welchen sie gefunden wurden.

Das Nervensystem der Lucernariden besteht: 1) aus dem Nervenplexus des exumbrellaren Ektoderms, der sich über die ganze äußere Körperfläche ausbreitet. Bei Craterolophus tethys ist dasselbe möglicherweise auch an nicht sicher nachgewiesenen Stellen etwas stärker koncentrirt. Es wurde an Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata studirt.

2) Aus den Nervencentren, welche an den Armspitzen liegen, dem subumbrellaren Ektoderm angehören und ein hohes Nervenepithel darstellen. Das Nervenepithel breitet sich zwischen den Basen der Tentakel aus und steigt auf der Armsubumbrella eine Strecke weit herunter. Nachgewiesen bei allen drei Gattungen der Lucernariden.

3) Aus Ganglienzellen und Nervenfasern in der Muskulatur der Tentakelstiele. Bei Craterolophus tethys nachgewiesen.

4) Aus Nervenfasern und vermuthlich auch Ganglienzellen im Randmuskel, welche daher wohl auch im Längsmuskel vorhanden sein müssen. Nachgewiesen bei Lucernaria campanulata.

5) Aus Nervenfaserzügen im Nesselepithel der Subumbrella, welche bei Lucernaria campanulata konstatirt wurden.

6) Aus Sinneszellen des Ektoderms am Randwulste, wo derselbe an die Armbasen angrenzt. Nachgewiesen bei Craterolophus tethys.

7) Aus der Nervenfaserschicht, besonderen reich verzweigten Ganglienzellen und besonderen Sinneszellen, möglicherweise auch gewöhnlichen Ganglienzellen der Tentakelknöpfe. Nachgewiesen an Macerationspräparaten und Schnitten von Craterolophus tethys, auf Schnitten von Lucernaria campanulata und Haliclystus octoradiatus bestätigt.

8) Aus besonderen, aus einem Sinnesepithel bestehenden Nervencentren der Nesselbatterien, welche einen Ring um den Ausfuhrgang

der letzteren bilden. Nachgewiesen bei allen drei Gattungen; der feinere Bau des Sinnesepithels wurde bei Lucernaria campanulata studirt.

9) Bei Craterolophus tethys aus ähnlichen nervösen Elementen im Nesselknopf der Randpapillen, wie in den Tentakelknöpfen. Bei Haliclystus octoradiatus aus sehr gut entwickeltem Nervenepithel an der Basis der Randpapillen, welches dem Nervenepithel der Armspitzen ähnlich, von dem Sinnesepithel der Nesselbatterien dagegen verschieden ist.

10) Aus bei Lucernaria campanulata nachgewiesenen spärlichen Ganglien- und Sinneszellen im Entoderm des Gastralraumes.

Nach diesem kurzen Überblick wird es nützlich sein, die gesammte Wirkung des Nervensystems sich vorzustellen. Das die Armspitzen einnehmende und zwischen den Tentakeln sich vertheilende Nervenepithel können wir als Centralorgan, und zwar als motorisches Centralorgan des Nervensystems auffassen. Die eigentlichen sensiblen Organe, welche die nothwendige Ergänzung hierzu bilden, werden die Tentakelknöpfe sein; durch ihre Lage und histologische Beschaffenheit sind sie dazu besonders befähigt. Die Spitzen der Sinneszellen des Tentakelknopfes empfangen die Reize, die letzteren werden dann durch die ebenfalls im Tentakelknopf vorhandenen Nervenfasern und Ganglienzellen den Ganglienzellen der Tentakelstiele zugeleitet. Dieselben, zwischen der Stielmuskulatur liegend, veranlassen die Muskeln zur Kontraktion. Außerdem wird der Reiz durch das an die Tentakelbasen angrenzende Nervenepithel auch auf die übrigen Tentakel übertragen und dieselben zu Bewegungen, Entladung der Nesselkapseln und Ausscheidung des klebrigen Sekrets veranlassen. Aus dem Nervenepithel jedes Armes kann der Reiz nicht nur aufwärts, in die Tentakel, sondern er kann auch aus dem Nervenepithel den daran angrenzenden Randmuskeln, d. h. dessen Nervenfasern, zugeleitet werden. Die untere, tiefer liegende Partie des Randmuskels, welche auf die Arme sich nicht fortsetzt, kann auch selbständig durch Sinneszellen des Ektoderms am Randwulste innervirt werden, wo dasselbe an die Armbasen anstößt (Craterolophus tethys). Eben so wird der Reiz aus dem unteren Theil des Nervenepithels in den seitlich von demselben (Haliclystus octoradiatus) oder unmittelbar unterhalb desselben (Lucernaria campanulata und Craterolophus tethys) liegenden Längsmuskeln eintreten und diese zur Kontraktion veranlassen.

Durch die Nerven des Randmuskels wird der Reiz auch dem an den Randmuskel angrenzenden Nervenapparat der Randpapille (Haliclystus octoradiatus) zugeleitet. Die feinen Nervenfasern, welche aus diesem Nervenapparat in das ektodermale Epithel der Randpapille selbst aufsteigen, werden den Reiz den Drüsenzellen zuleiten. Die letzteren werden dadurch veranlasst ihr Sekret auszuscheiden, vermittels dessen die Randpapille bei Haliclystus octoradiatus an die umgebenden Gegenstände sich anheften kann. Auch die Muskeln der Randpapille werden durch den zugeleiteten Reiz zur Kontraktion veranlasst, wodurch die aktive Bewegung der Randpapille verursacht wird. Aber auch auf einem anderen Wege kann der Reiz zu der Randpapille gelangen, nämlich durch das Ektoderm, welches zwischen den Nervencentren der Arme und dem Nervenapparat der Randpapille liegt und welches wohl ohne Zweifel vereinzelte Ganglienzellen enthält.

Es scheint mir wahrscheinlicher, dass die Randpapille die Reize nur auf diesen zwei Wegen und nicht direkt und selbständig bekommt, und zwar aus dem Grunde, weil die sinnespercipirenden Elemente ihrem Nervenepithel im Gegensatz zu dem Sinnesepithel der Nesselbatterien fehlen. Dass die Randpapille von Haliclystus octoradiatus die Reize vom Körper desselben, speciell aus den Armen bekommt und nicht direkt von außen, beweist mir noch der Umstand, dass die Nerven nicht in der Randpapille selbst, sondern an ihrer Basis stark entwickelt sind. Der tentakelähnlichen Randpapille von Craterolophus tethys, welche demgemäß ein ausgesprochenes Sinnesorgan ist und die Reize von ihren Sinneszellen direkt erhält, fehlt auch das an der Basis liegende Nervenepithel.

Die Nesselbatterien dagegen besitzen selbständigere Nervencentren und empfangen die Reize direkt durch ihre Sinneszellen, obgleich damit nicht ausgeschlossen ist, dass sie dieselben auch aus den Nervencentren der Armspitzen empfangen und somit auch von diesen zum Auswurf der Nesselkapseln veranlasst werden können.

Endlich muss der Reiz aus den Nervencentren der Arme durch die Nervenfasern dem subumbrellaren Nesselepithel zugeleitet werden und sich durch die hier vorhandenen Nervenfasern und vermuthlich auch Ganglienzellen in demselben seitwärts und abwärts ausbreiten. Auf diesem Wege wird der von den Tentakeln empfangene Reiz die Nesselkapseln des Nesselepithels im ganzen Körper zur Entladung bringen, und dadurch wird dieser durch die Massenhaftigkeit der Nesselkapseln mächtige Schutzapparat seine für kleine Thiere wohl gefährlich wirkende Funktion ausüben.

Aus den Tentakeln kann fernerhin der Reiz direkt durch das Nervenepithel, welches exumbrellar, an der Basis der äußeren Tentakel liegt (Fig. 7, Taf. XXIII), auch dem Nervenplexus des exumbrellaren Ektoderms zugeleitet und in demselben verbreitert werden. Aber das exumbrellare Ektoderm kann auch selbständig mittels seiner Sinneszellen äußere Reize empfangen, und dann verbreiten sich solche vielleicht auch in umgekehrter Richtung. Die ganze äußere, exumbrellare Körperfläche muss man als ein diffuses, sensibles Organ auffassen, welches nur Sinnesfunktion zu verrichten hat, denn Muskeln fehlen im exumbrellaren Ektoderm vollständig. Bei den anderen Scyphomedusen, speciell den Discomedusen, wird die äußere, exumbrellar liegende Sinnesgrube von allen Forschern auch als sensibles Organ, und zwar als Riech- oder Geschmacksorgan aufgefasst.

Das Entoderm mit seinen Nervenzellen muss auch mit den ektodermalen Nervenzellen der Exumbrella und Subumbrella in Verbindung stehen. Diese Verbindung kann aber nur mittels der Nervenfasern, welche durch die Gallerte gehen, bewirkt werden, denn am Mundrohr, der einzigen Stelle, wo das Entoderm an das Ektoderm unmittelbar angrenzt, kommen keine oder nur sehr spärliche Ganglienzellen vor. Die Nervenfasern, welche ich von den ektodermalen Drüsensinnesflecken abgehen und in die Gallerte eindringen zu sehen glaube, könnten solche Verbindung des entodermalen und des ektodermalen Nervensystems darstellen.

7. Frühere Beobachtungen.

Von den Forschern, welche sich mit Lucernariden beschäftigten, machten nur Korotnew (1876) und Schlater (1891) bestimmte Angaben über das Nervensystem. Von den genannten Forschern glaubt der erstere das Nervensystem in den Tentakeln und Schlater in den Randpapillen von Haliclystus auricula gefunden zu haben.

Nach Korotnew kommen in den Tentakelknöpfen amöboidbewegliche eckige Zellen vor, welche den Fibrillen der Nesselzellen aufsitzen. Er hält diese Zellen für Ganglienzellen und meint, dass sie die Reize von einer Nesselzelle zur anderen übertragen. Ich konnte solche Zellen nicht finden. Wenn sie aber auch vorhanden sein sollten, so ist doch ihre nervöse Natur mir sehr zweifelhaft, um so mehr, da ich in den Tentakeln typische, reich verzweigte Ganglienzellen gefunden habe, welche kaum den von Korotnew beschriebenen entsprechen können. Außerdem hält dieser Forscher auch die Anschwellung um den Kern der Nesselzellen im Tentakelknopf für eine nervöse Zelle, durch welche die Fibrille der Nesselzelle nur durchgeht. Dass es keine besondere Zelle ist, ist schon bei der Beschreibung der Tentakel genauer erörtert.

Am ausführlichsten beschreibt SCHLATER das Nervensystem von Haliclystus auricula. Nur sind aber alle von ihm beschriebenen Nervenzellen gar nicht nervös. Er hat denselben Fehler begangen, wie KOROTNEW, nur mit einer kleinen Modifikation. Die spindelförmigen Ganglienzellen, welche er beschreibt und welche mit Nesselkapseln in Verbindung stehen sollen, sind nichts Anderes als die fadenförmig ausgezogenen, mit spindelförmiger Anschwellung für den Kern versehenen Nesselzellen selbst, welche in ihrem distalen Theil eine Nesselkapsel enthalten (vgl. Beschreibung der Tentakel).

Außer diesen Ganglienzellen beschreibt SCHLATER in dem Stiele der Randpapille, im interstitiellen Gewebe noch kleine, tripolare, um welche eine feine Punktirung zu unterscheiden ist. Diese letztere könnte nach ihm feinen Nervenfasern angehören. Diese tripolaren Ganglienzellen sind aber nichts Anderes als die Kerne der Drüsenzellen, welche bei anderen Lucernariden, Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata, überall im Ektoderm der Exumbrella vorkommen. Die Kerne solcher Zellen sind geschrumpft, wie es so oft bei den Drüsenzellen der Fall ist, und in Folge dessen erscheinen sie wie verästelt (Fig. 2, Taf. XXII und Fig. 2, Taf. XXV). Besonders schön kann man ihre unregelmäßige, verästelte Form an Flächenpräparaten des abgezogenen ektodermalen Epithels sehen. Auch eine Punktirung um diese Kerne bemerkt man oft; dieselbe gehört aber nicht den Nervenfasern, sondern dem Plasma der Drüsenzellen an. Dass es wirklich nur Kerne der Drüsenzellen sind, was SCHLATER beschreibt, beweisen mir seine Abbildungen selbst, auf welchen die vermeintlichen Ganglienzellen immer an der Basis einer Drüsenzelle sich befinden und besonders häufig da vorkommen, wo die Drüsenzellen in größerer Menge auftreten.

Auch Sinneszellen beschreibt SCHLATER im Ektoderm des Stieles und im Nesselknopf der Randpapille. Diese Sinneszellen können wirklich solche sein, könnten aber eben so gut auch einfache Epithelzellen vorstellen, denn das charakteristische Merkmal der Sinneszellen, welche im Tentakelknopf gefunden werden, bildet ihr Sinneskegel, den aber SCHLATER nicht gesehen hat. Die gewöhnlichen Epithelzellen der Tentakelknöpfe sind ebenfalls lang ausgezogen und mit einer spindelförmigen Anschwellung (Fig. 7 *b*, Taf. XXIV) für den Kern versehen. Die Zellen, welche SCHLATER als Sinneszellen im

Ektoderm des Randpapillenstieles beschreibt und welche solchen des Nesselknopfes ähnlich sein sollen, habe ich auch im Drüsenepithel der äußeren Tentakel und der Randpapille (Fig. 1, Taf. XXIII) gesehen. Dieselben scheinen mir aber gewöhnliche Stützzellen zu sein, weil ihnen die Sinneshaare fehlen und sie spindelförmige Gestalt angenommen haben, um zwischen den Drüsenzellen Platz zu finden.

Außer diesen Elementen des Nervensystems beschreibt SCHLATER noch »kompakte, knäuelartige, verhältnismäßig große Gebilde«, welche unmittelbar unter der Randpapille oder in ihrer Nähe in der Gallerte an der Ektodermseite sich befinden und in welchen er einige Ganglienzellen gefunden hat. Von diesen »Ballen« gehen Fasern ab, welche sich in der Gallerte verlieren. SCHLATER ist geneigt diese Organe als Nervencentren aufzufassen. Ich habe von solchen Gebilden bei Haliclystus octoradiatus nichts gesehen und zweifle nicht, dass hier ein Irrthum vorliegt, indem diese Gebilde ein Kunstprodukt sein dürften und mit dem Nervensystem nichts zu thun haben. Dies erscheint um so wahrscheinlicher, weil die Gallerte in ihrem Aussehen sehr variirt, was zum großen Theil der Reagentienwirkung und dem Umstand, wie schnell und wie weit die Entwässerung gegangen ist, zugeschrieben werden muss. Fibrillenartige Beschaffenheit der Gallerte habe ich an vielen Stellen des Lucernaridenkörpers gesehen, dieselbe rührt aber nicht von Nervenfasern her.

Auch auf den Abbildungen dieser Gebilde kann man keine Ähnlichkeit mit Nervengewebe finden. Anstatt der Ganglienzellen bildet SCHLATER, und nur auf einer der drei Abbildungen, welche diese Centralorgane darstellen sollen, einen einzigen Kern ab, und selbst der ist problematischer Natur.

Es ist auch von vorn herein unwahrscheinlich, dass die Nervencentren der Lucernariden in der Gallerte liegen sollen, weil dies bei keinen Medusen der Fall ist. Um so weniger kann es bei den Lucernariden sein, welche in der Gallerte nicht einmal gewöhnliche Mesenchymzellen, wie sie anderen Medusen zukommen, besitzen, die Fibrillen ausgenommen.

Einige Forscher haben auch Augen bei den Lucernariden beschrieben. So hat CLARK (1881) solche auf den Randpapillen von Haliclystus auricula gefunden. Ich konnte nichts Derartiges bei Haliclystus octoradiatus sehen. Ich zweifle aber auch sehr, ob Augen bei Haliclystus auricula vorkommen, erstens, weil sie nach der Beschreibung CLARK's zu undeutlich begrenzte Pigmentanhäufungen darstellen, und zweitens, weil sie nur an sehr jugendlichen Randpapillen vorkommen und später verschwinden, und es ist mir um so mehr zweifelhaft, weil SCHLATER auch bei Haliclystus auricula keine solchen Augen gefunden. Allerdings hält SCHLATER gerade desshalb den von ihm untersuchten Haliclystus für eine besondere Abart desjenigen, welchen CLARK studirte. Ich glaube aber nicht, dass es wirklich eine Varietät ist, denn die weiteren Unterschiede, auf Grund welcher SCHLATER diese Abart aufstellt, reichen dazu nicht aus. Die Differenzen im histologischen Baue der Randpapillen, welche er nicht näher erwähnt, die aber, nach den Abbildungen zu urtheilen, darin bestehen, dass der Nesselknopf bei den von SCHLATER untersuchten Haliclystus auricula stärker entwickelt ist als bei Haliclystus auricula von CLARK, kann man durch die Altersverschiedenheit der untersuchten Individuen erklären. Nach CLARK sind die Randpapillen von Haliclystus auricula in der Jugend den Tentakeln ganz ähnlich. Je älter aber das Thier wird, um so kleiner wird der Nesselknopf. Dem Unterschied in der Färbung kann man noch weniger Gewicht beilegen, weil dieselbe sehr stark variirt. Bei Lucernaria campanulata habe ich Exemplare von prachtvoll smaragdgrüner bis zur schönsten tief karminrothen Farbe gefunden. Eben so wenig kann man dem Umstande Gewicht beimessen, dass der von CLARK untersuchte Haliclystus nur an den Küsten Nordamerikas vorkommt, während der von SCHLATER studirte im Weißen Meer lebt.

Auch AD. MEYER (1865) hat Augenpunkte in der Umgebung der Tentakel beschrieben, die ich eben so wenig finden konnte, trotzdem ich mehrere Arme mit Tentakeln in Quer- und Längsschnitte zerlegt habe. Hier sind es vielleicht Nesselbatterien, welche für Augenpunkte gehalten worden sind, wie auch TASCHENBERG vermuthet.

B. Systematische Stellung der Lucernariden und Vergleich des Nervensystems der Lucernariden mit dem der übrigen Scyphozoen.

Ehe ich den Vergleich des Nervensystems der Lucernariden, wie ich es durch meine Untersuchungen erkannt habe, mit dem der übrigen Scyphozoen ziehe, muss ich mit ein Paar Worten die systematische Stellung der ersteren erwähnen.

Die Geschichte und die ältere Litteratur der Lucernariden wurden von KEFERSTEIN (1863), KOROTNEW (1876) und TASCHENBERG (1877) eingehend erörtert, wesshalb ich mich kurz fassen und hauptsächlich auf die neuere, nicht sehr umfangreiche Litteratur beschränken kann.

Nachdem die Medusennatur der Lucernariden, welche lange zu den Actinien gerechnet wurden, zuerst von LAMARK erkannt, nachher von vielen Forschern anerkannt wurde, haben L. AGASSIZ (1860, 1865), KEFERSTEIN (1863), KOROTNEW (1876), TASCHENBERG (1877) und CLARK (1881) die Stellung der Lucernariden im System der Medusen noch näher präcisirt. Alle fassten die Lucernaria als eine niedrig stehende Meduse auf. So vergleicht sie KEFERSTEIN mit einer Medusenknospe; L. AGASSIZ spricht sich noch deutlicher aus mit den Worten: »They seem to bear the same relation to the free Discophorae wich the Pentacrinus one do to Comatulidae.«

KOROTNEW nennt Lucernaria eben so deutlich ein geschlechtsreif gewordenes Scyphostoma. TASCHENBERG führt den Vergleich, welchen AGASSIZ gemacht hatte, noch weiter, indem er bemerkt: »Lucernaria steht demnach in dem gleichen Verhältnisse zu den höheren Medusen, wie die Appendicularien zu den übrigen Ascidien oder wie Proteus zu den Salamandrinen.«

Alle diese Vergleiche, so passend und richtig sie auch erscheinen, konnten doch nur unvollständig begründet und mehr geahnt werden, da der Bau von Scyphostoma damals noch nicht ganz richtig erkannt war. CLARK (1881), an welchen sich auch CLAUS (1890) angeschlossen hat, findet daher im Bau der Lucernaria keine so vollkommene Übereinstimmung mit dem des Scyphostoma. Vielmehr meinen Beide, dass Lucernaria eigentlich eine Kombination zweier Typen, des Medusen- und Polypentypus repräsentire, welche Ansicht früher schon SARS (1846), MILNE-EDWARDS (1850) und R. LEUCKART (1860) vertreten hatten. Der Polypentypus sollte (CLARK) durch den basalen Theil (Fuß) von Lucernaria, welcher, wie die Actinien nur vorspringende Septen (Täniolen) enthält, dargestellt werden. Den Medusentypus erblickte man im oralen Theile, dem Becher von Lucernaria, dessen Gastralraum wie bei den Medusen in vollständig getrennte Taschen zerfällt.

Nachdem aber GOETTE (1887) die Kenntnis des Baues des Scyphostoma ergänzt und bei ihr auf einem gewissen Stadium Magentaschen und andere Medusenmerkmale (Trichterhöhlen) nachgewiesen hat, kommt auch diese Beschränkung in Wegfall und man kann jetzt Lucernaria wirklich als ein geschlechtsreif gewordenes Scyphostoma auffassen. Von dieser auffallenden Übereinstimmung der eleutherocarpiden Lucernariden (die Cleistocarpiden weichen durch den Besitz der sogenannten Gastrogenitaltaschen ab), kann man sich leicht überzeugen durch den Vergleich der Abbildungen bei

KEFERSTEIN (1863), KOROTNEW (1876), TASCHENBERG (1877), CLARK (1881), KLING (1879), CLAUS (1877), HAECKEL (1879), ANTIPA (1891), welche den Lucernarienbau illustriren mit den Abbildungen des Scyphostoma der Medusa aurita, wie man sie in der GOETTE'schen Arbeit findet.

Allerdings meint GOETTE selbst, dass die Cubomedusen in ihrem peripheren Gastrovascularapparat noch ursprünglichere Verhältnisse zeigen, als die Lucernariden, weil bei den ersteren die Magentaschen von einander vollständig getrennt sind und nur durch vier Öffnungen in dem oberen Theil der Septen mit einander kommuniciren. Bei Lucernaria findet man nun ganz dieselben Verhältnisse, welche GOETTE aber übersehen zu haben scheint.

Somit wiederholt Medusa aurita, deren Scyphostoma GOETTE hauptsächlich untersuchte, in ihrer Entwicklung getreu ihre Stammesgeschichte. Es dürfte dies eines der besten Beispiele einer von cänogenetischen Veränderungen freien Wiederholung der Phylogenie durch die Ontogenie sein.

HAECKEL versuchte dann in seiner Monographie der Medusen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Lucernariden zu allen anderen Scyphomedusen und diese unter einander eingehender zu bestimmen. Im Gegensatz zu anderen jedoch betrachtet er nicht Lucernaria als die am tiefsten stehende und ursprünglichste Gattung, als die Ausgangsform aller anderen Scyphomedusen, sondern hält für eine solche die freischwimmende Gattung Tessera. Somit sollte Lucernaria ihre festsitzende Lebensweise sekundär erworben haben. Nach den Erörterungen und der Kritik der HAECKEL'schen Auffassung, welche GOETTE auf Grund seiner Untersuchungen des Scyphostomabaues unternommen hatte, kann es aber jetzt wohl keinem Zweifel unterliegen, dass nicht Tessera, sondern Lucernaria als primitivste Form aller Scyphomedusen aufgefasst werden muss. Sie ist wirklich die ursprünglichste Form, gewissermaßen ein »geschlechtsreif gewordenes Scyphostoma«. Ihre festsitzende Lebensweise hat sie von Scyphostoma direkt ererbt. Auch ihre Tentakel, welche denen einiger Actinien (siehe weiter unten p. 344) vollkommen gleich sind, sind die ursprünglichsten und nicht die der Tessera. GOETTE glaubt, dass auch die stark entwickelten Lucernaria-Septen die ursprünglichen Scyphostomasepten seien, welche bei allen anderen Scyphomedusen (mit Ausnahme der Charybdeiden), Tessera sowohl als bei höher stehenden Formen, bis auf kleine Septalknoten reducirt oder vollständig verschwunden sind. Nachdem ich aber in den Septen der Lucernariden eine Protoplasmalage gefunden habe (siehe Beschreibung der Septen p. 359), welche die Septen in zwei Hälften, subumbrellare und exumbrellare, scheidet, dürfte Goette's Ansicht vielleicht doch nicht so zweifellos erscheinen.

Nachdem die systematische Stellung der Lucernariden erörtert ist, wird damit auch die Basis für den Vergleich ihres Nervensystems mit dem der anderen Scyphozoen, zunächst den Actinien, welche den Lucernariden so nahe stehen, gegeben.

Aus der im Vorhergehenden gegebenen Schilderung des Nervensystems der Lucernariden folgt, dass dasselbe etwas höher entwickelt ist, als das der Actinien. Bei letzteren ist zwar nach den Untersuchungen von R. und O. Hertwig (1879) die Nervenfaserschicht unter dem Ektoderm nicht überall gleichmäßig verbreitet, auf der Mundscheibe stärker als auf der äußeren Körperwand, besonders aber dem basalen Theil derselben, entwickelt; doch ist die Lokalisirung nicht so scharf, als bei den Lucernariden.

Auch die Sinnesorgane sind bei den Actinien nicht so stark entwickelt, wiewohl sie dort, wo sie vorhanden sind (z. B. Actinia equina), ganz übereinstimmenden Bau mit denen der Lucernariden zeigen. Die Übereinstimmung der Tentakel aller Lucernariden und der Randpapillen von Craterolophus tethys mit dem Bau der ähnlich wie letztere sitzenden Randwarzen einiger Actinien (Actinia mesembryanthemum, A. equina, Corynactis, Bunodes, Anemonia) ist eine höchst auffallende. Wir finden ganz dieselben Elemente. Die Sinneszellen mit den Sinneskegeln sind solchen der Lucernariden vollkommen ähnlich, eben so auch die Nematocystenzellen und die gewöhnlichen Ektodermzellen. Korotnew (1876 1), welcher die Randwarzen der Actinien, sowie die Randpapillen und die Tentakel der Lucernariden studirte, vermochte eine so große Ähnlichkeit nicht nachzuweisen, weil er im Tentakelknopf der letzteren die Sinneszellen nicht auffinden konnte. Desshalb meint er irrigerweise, dass in den Randpapillen und den Tentakeln der Lucernariden die sinnespercipirenden Elemente die Nematocystenzellen seien, im Gegensatz zu den Actinien. Auch die äußere Form der Randwarzen der Actinien ist den Tentakeln der Lucernariden ähnlich, besonders bei Corynactis, wo sie auf langen Stielen sitzen (Korotnew).

Im Gegensatz zu den Actinien aber sind die Nerven des Entoderms bei den Lucernariden sehr wenig entwickelt, was ohne Zweifel damit zusammenhängt, dass die entodermale Muskulatur der letzteren, welche bei den ersteren so stark entwickelt ist und den

Haupttheil der gesammten Muskulatur des Körpers darstellt, vollkommen fehlt.

Der Unterschied liegt ferner auch darin, dass bei den Actinien die Nerven im Schlundrohre sehr stark entwickelt sind, bei den Lucernariden dagegen hier entweder ganz fehlen oder nur äußerst spärlich vorkommen. Daraus geht hervor, dass das Nervensystem der Actinien eigentlich stärker ausgebildet ist. Die höhere Entwicklung desselben bei den Lucernariden spricht sich nur darin aus, dass hier eine Hervorbildung von acht besonderen Nervencentren an den Spitzen der acht Arme, welche mit Sinnesorganen (Tentakeln) in Verbindung stehen — also schärfere Koncentrirung — stattgefunden hat.

Was endlich die eigentlichen Scyphomedusen anbetrifft, so zeigt das Nervensystem der Lucernariden in so fern eine Übereinstimmung mit denselben, dass auch bei ihnen das Nervensystem aus acht, mehr oder weniger selbständigen Nervencentren besteht. Dabei sind diese Nervencentren, ähnlich wie jene der übrigen Scyphomedusen, an besondere Auswüchse des Schirmrandes, an acht Arme, welche den Schirmlappen der anderen Acalephen analog sind, vertheilt. Natürlich kann hier nur von dem Nervensystem der Discomedusen die Rede sein, da bei allen Tesseronien (Charybdeiden ausgenommen), dasselbe entweder gar nicht oder noch unvollständig (Peromedusen) erforscht ist.

Ein wichtiger Unterschied ist aber dabei zu konstatiren. Bei den Discomedusen und Peromedusen [HAECKEL (1881), MAAS (1897)] sind die Nervencentren an die Sinneskolben oder Randkörper gebunden. Die Randpapillen der Lucernariden wurden von HAECKEL den acht Principaltentakeln der Tesseriden und als solche den Sinneskolben der übrigen Scyphomedusen für homolog erklärt, weil sie mit den letzteren die typische Zahl und Lage (in den Per- und Interradien) gemeinsam haben. Im Gegensatz zu den Discomedusen, Charybdeiden und Peromedusen haben die acht Nervencentren der Lucernariden mit den Randpapillen nichts zu thun, sondern sind an die adradial liegenden Arme gebunden. Zwar besitzen die Randpapillen bei Haliclystus octoradiatus, wie wir es fanden, einen besonderen Nervenapparat, denselben kann man aber mit den Nervencentren der höheren Scyphomedusen nicht vergleichen. Die Entwicklung dieses Nervenapparates bei Haliclystus octoradiatus steht mit der Verwendung der Randpapille zur Lokomotion und mit starker Entwicklung ihres Drüsenepithels zusammen. Die Umbildung der

Randpapille zum Lokomotionsorgane aber ist auch in der Familie der Lucernariden eine sekundäre Erscheinung. Der ursprüngliche Typus dieser Gebilde, wie er noch bei Craterolophus tethys z. B. erhalten blieb, hat keinen ähnlichen Nervenapparat und ist ein tentakelähnliches Sinnesorgan. Bei Lucernaria campanulata fehlen sogar die Randpapillen ganz. Dagegen kommen die Nervencentren der Arme bei allen von mir untersuchten Lucernariden in übereinstimmender Weise vor. Der Unterschied ist aber noch größer, wie wir gleich sehen werden.

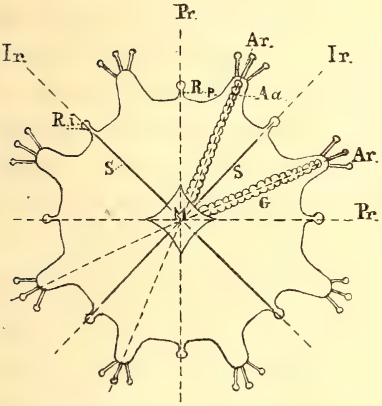
Um den Vergleich mit den Discomedusen weiter zu führen, müssen wir die Frage beantworten, ob die Arme der Lucernariden den acht Stamm- oder Hauptlappen und den Schirmlappen anderer Scyphomedusen homolog sind. In der Litteratur habe ich abweichende Ansichten darüber gefunden, und keine von ihnen scheint mir richtig zu sein.

Die Homologisirung der Lucernarienarme mit den Randlappen der übrigen Tesseronien ist nicht schwer durchzuführen.

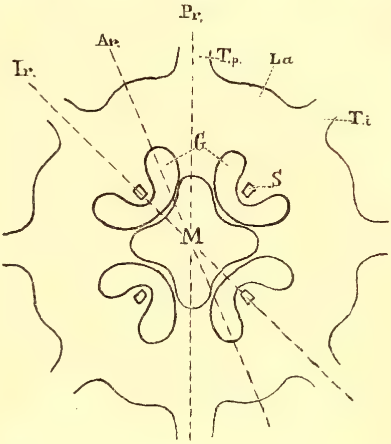
Nachdem Haeckel die Randpapillen der Lucernariden mit den Sinneskolben der höheren Scyphomedusen und die Lucernarienarme mit den Randlappen derselben verglichen hatte, zeigte Goette (1887) ausführlicher — ohne Zweifel mit Recht — dass bei den Tesseriden, welche nach den Lucernariden die nächst höher stehende Gruppe bilden, Randlappen ebenfalls angedeutet sind. Bei der Gattung Tessera (Textfig. 2 *La*) sind dieselben in der Achtzahl vorhanden, sind solid (wie die Tentakel) und zeigen ganz dieselben Lageverhältnisse wie bei den Lucernariden (vgl. Textfig. 1 und 2). Sie liegen nämlich auch adradial und schließen zwischen sich je einen Tentakel (Textfig. 2 *Tp*, *Ti*) ein; diese letztere haben also dieselbe Lage in Bezug auf die Lappen, wie die Randpapillen der Lucernariden zu den Armen (*Ri*, *Rp*; Textfig. 1). Auch die Gonaden der Tessera (*G*) zeigen dieselben Lagebeziehungen zu den Randlappen, wie die der Lucernariden zu den Armen. Jede Hälfte der hufeisenförmigen Gonade liegt adradial, also mit dem Randlappen in einem und demselben Adradius. Bei den Lucernariden, wo acht getrennte Genitalbänder vorhanden sind, erstrecken sich dieselben bis auf die Arme (*Aa*) herauf.

Bei Tesserantha (Textfig. 3), der anderen Gattung der Tesseriden, haben sich die Randlappen auf sechzehn, vermuthlich durch Theilung vermehrt, wobei die sekundären Lappen (*L*) ihrerseits je einen Tentakel (*Ta*) zwischen sich einschließen. Die sekundären Tentakel (*Ta*) unterscheiden sich von den Principaltentakeln (*Tp*, *Ti*) dadurch, dass sie etwas dünner sind und dass sie, im Gegensatz zu den letzteren, keine Pigmentflecke (Ocelli) tragen. Also schon bei den Tesseriden sind die Sinnesorgane an die per- und interradial stehenden Tentakel gebunden, wie bei allen höheren Scyphomedusen. Die acht sekundären adradialen Tentakel könnten ihrer Lage nach den acht Tentakelbüscheln der Lucernaridenarme entsprechen (vgl. Textfig 1 und 3).

Wenn wir uns zu den Cubomedusen wenden, so sind auch hier den Lucernarienarmen homologe Bildungen, wie es Haeckel gezeigt hat, leicht zu finden. Bei der Gattung Procharagma, welche Haeckel für die ursprünglichste hält, ist der Schirmrand durch acht Einkerbungen in acht adradiale Lappen getheilt. Zwischen denselben liegen vier perradiale Sinneskolben, und vier interradiale hohle Tentakel. Die Lage der Randlappen, eben so ihre Beziehungen zu den Tentakeln und Sinneskolben, sind genau dieselben, wie die der Arme zu den Randpapillen bei den Lucernariden.



Textfig. 1.



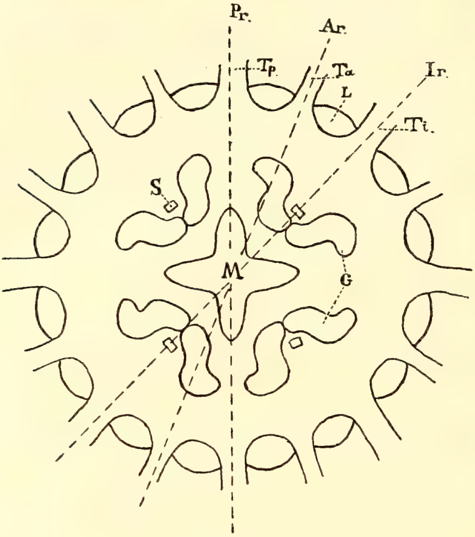
Textfig. 2.

Fig. 1. Lucernaride, schematisch von der oralen Fläche dargestellt. Die Buchstaben bedeuten sowohl für diese Figur, wie auch für die Figg. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8: *Pr*, Perradius; *Ir*, Interradius; *Ar*, Adradius; *Rp*, perradiale Randpapille (resp. Sinneskolben); *Ri*, interradiale Randpapille (resp. Sinneskolben); *G*, Gonaden; *S*, Septen (resp. Septalknoten); *Aa*, Arme (adradiale); *M*, Mundöffnung; *Tp*, perradiale Tentakel; *Ti*, interradiale Tentakel; *Ta*, adradiale Tentakel; *La*, adradiale Lappen; *L*, Lappen (subradiale, bei Tesserantha); *Ec*, Kranzfurche (Fig. 7); *Up*, perradiale Pedalien; *Ui*, interradiale Pedalien; *Ua*, adradiale Pedalien; *Sl*, Sinneslappen, *Tl*, tentakuläre Lappen (Fig. 6); *Gf*, Gastralfilamente (Fig. 4; resp. Stellen der verschwundenen Septen).

Fig. 2. Tessera, von der oralen Fläche. Schematisch nach Haeckel, eben so wie die Figg. 3, 4, 5, 7, 8.

Wenn so weit Alles klar ist, und alle Forscher (Haeckel, Claus, Goette) über die Homologie der Lucernaridenarme einig sind, so wird es anders, wenn wir zu den höheren Tesseronien, Peromedusen und zu den Ephyronien übergehen.

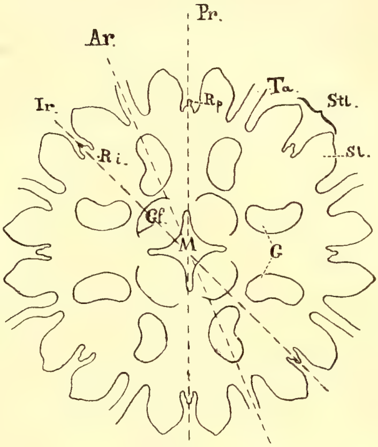
Goette (1887) hält die Arme der Lucernariden den Sinneslappen der Ephyra für homolog. Er sagt: »Bei den Cubomedusen und den Pericolpiden kann man sie (die Randlappen) freilich im Allgemeinen adradial nennen; aber schon bei den Lucernariden können sie in eine mehr subradiale Stellung rücken (vgl. Lucernaria batyphila . . .) und bei den Periphylliden stehen sie durchweg subradial, wie die soliden Randlappen der Tesseranthiden. Dadurch und durch ihre, schon erwähnte, paarweise Verbindung zu je einem Stammlappen erweisen sie sich als Homologa der Rand- oder Flügellappen der Ephyrae«.



Textfig. 3.
Tesserantha, von der oralen Fläche.

Eine abweichende Auffassung hat Claus (1886), welcher sagt: »Wenn die acht adradialen Arme der Lucernariden den acht Randlappen von Pericolpa gleichwerthig sein sollen, so können die letzteren nicht die ocularen Lappen sein, denn in Wahrheit entspricht jeder Arm der Lucernaria mit seinen geknöpften Tentakeln den zwei einander zugekehrten Hälften eines ocularen und angrenzenden tentakulären Lappenpaares der Ephyra.«

Weder die eine noch die andere Auffassung halte ich für zutreffend. Vielmehr scheint es mir, dass die Arme der Lucernariden den acht Stamm- oder Hauptlappen der Discomedusen mit ihren Sinneslappen gar nicht homolog sind. Die 16 Sinneslappen, welche nicht adradial, wie die Lucernaridenarme, sondern subradial liegen entstehen ontogenetisch durch Theilung der acht Haupt- oder Stammlappen. Desshalb können wir von den 16 Sinneslappen absehen und nur die acht Stammlappen (Textfig. 4 *Stl*) berücksichtigen. Dieselben stehen aber ursprünglich streng per- und interradial, wie die Sinneskolben, welche sie tragen und werden nur später durch die Theilung in zwei Flügel- oder Sinneslappen (*Sl*) breiter und nehmen dann auch die Subradien in Anspruch. Schon desshalb kann man sie nicht mit den Lucernarienarmen vergleichen. Das beweist auch die Lage der Geschlechtsorgane (*G*). Wenn nämlich die Sinneslappen der Discomedusen den Armen der Lucernariden und den adradialen Lappen der Tesseriden und der Charybdeiden entsprechen, so müssten auch die Gonaden ihnen gegenüber liegen, denn dieselben zeigen bei allen erwähnten Formen die innigsten Beziehungen zu den adradialen Lappen, was besonders stark bei den Lucernariden hervortritt. Bei den Discomedusen aber liegen die Genitalien, wo sie aus acht getrennten Gonaden bestehen (z. B. Nausithoë, Nausicaa), zwischen den Paaren der Sinneslappen. Dabei kommen sie gegenüber den adradialen Tentakeln zu liegen, welche genau dieselbe Stelle, wie die adradialen Lappen einnehmen (vgl. Textfigg. 1 und 4). Daraus geht hervor, dass hier die Tentakel und nicht die Sinneslappen die adradialen Lappen der niederen Tesseronien vertreten.



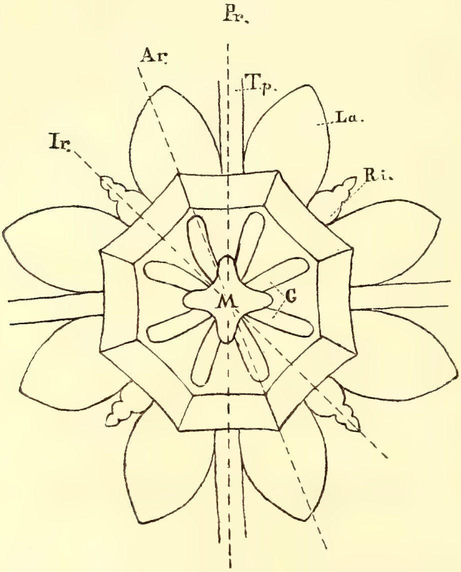
Textfig. 4.
Nausicaa, von der oralen Fläche.

Somit sehen wir, dass einige (niedere) Discomedusen eine andere Richtung in der Ausbildung des Schirmrandes eingeschlagen haben und anstatt des adradialen die per- und interradialen Stammlappen entwickeln, welche später sich theilen.

Aber auch bei den Discomedusen fehlt die Bildung der adradialen Lappen durchaus nicht. Bei den höher stehenden Formen, z. B. Medusa aurita, tritt nämlich diese Lappenbildung wieder auf. Hier entstehen zwischen den Stammlappen »Velarlappen« oder »intermediäre Lappen«, deren Bildung von Claus (1877) beschrieben wurde. Dieselben werden nachher viel ansehnlicher als die Stammlappen. Die Velarlappen liegen in der Achtzahl streng adradial und gegenüber den Gonaden, wie bei den Lucernariden die Arme. Die sonstige Übereinstimmung des Scyphostoma von Medusa aurita mit Lucernarien lässt keinen Zweifel, dass die Velarlappen und nicht die Sinneslappen, den Armen der letzteren entsprechen. Bei Medusa aurita ist nur die Entwicklung der adradialen Lappen verzögert und tritt erst auf, nachdem die Ephyra schon einige Zeit frei geworden ist.

Dass es sich so verhält, beweist mir noch überzeugender die Familie der Peromedusen, welche eine vermittelnde Stellung zwischen den Tesseronien und den Ephyronien bildet, wie es jetzt allgemein angenommen wird.

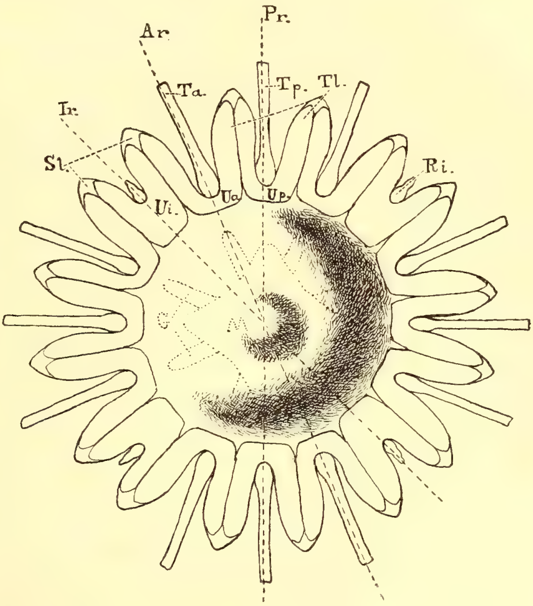
Bei dieser Familie treffen wir beide Lappenbildungen, streng adradiale wie bei den Lucernariden, Tesseriden und Cubomedusen, sowie per- und interradiale, resp. subradiale, wie bei den Ephyronien. Innerhalb dieser in phylogenetischer Hinsicht hochinteressanten Medusengruppe muss der Wechsel der beiden Entwicklungsrichtungen in der Lappenbildung entstanden sein, indem die adradialen Lappen, die eine Zeit lang neben den Stammlappen der Hauptradien existirten, durch die letzteren gewissermaßen besiegt wurden und bei höher entwickelten Formen nur noch ausnahmsweise vorkommen. Dieses Verhalten wird meiner Ansicht nach durch die höhere Entwicklung des Nervensystems und speciell der Sinnesorgane hervorgerufen, wie ich es weiter zu zeigen versuchen werde.



Textfig. 5.
Pericolpa, von der oralen Fläche.

Bei den Pericolpiden (Textfig. 5), welche nach Haeckel tiefer stehende Peromedusen sind, finden wir noch acht streng adradiale, stark entwickelte Lappen (*La*), welche dieselben Beziehungen zu den Gonaden (*G*) aufweisen, wie die Lucernaridenarme und welche zuerst Haeckel, dann Goette mit den letzteren homologisirt haben, dem man auch nur zustimmen kann. Haeckel sagt: »Die vier perradialen Tentakel und die vier interradialen Sinneskolben derselben (Pericolpiden) sind aus acht Principaltentakeln der Tesseriden entstanden und daher auch acht Randankern (d. h. Papillen) der Lucernariden homolog; hingegen entsprechen die acht adradialen, mit jenen alternirenden Randlappen der Pericolpiden den acht hohlen »Armen« der Lucernarien.«

Nur Claus (1886) hat eine andere Meinung: »Die Parallele aber, welche E. Haeckel hinsichtlich der Schirmperipherie zwischen Pericolpa und Lucernaria zieht, muss als eine verfehlte betrachtet werden, zumal dieselbe mit der Deutung der Randlappen als Ocularlappen in direktem Widerspruch steht. Wenn die acht adradialen Arme der Lucernariden den acht Randlappen von Pericolpa gleichwerthig sein sollen, so können die letzteren nicht die ocularen Lappen sein, denn in Wahrheit entspricht jeder Arm der Lucernaria mit seinen geknöpften Tentakeln den zwei einander zugekehrten Hälften eines ocularen und angrenzenden tentakulären Lappenpaares der Ephyra.« Da das letztere, wie wir es schon gesehen haben und wie ich es weiter begründen werde, nicht als richtig angesehen werden kann, so kommt auch der darauf begründete Schluss in Wegfall.



Textfig. 6.
Periphylla, von der aboralen Fläche. Schema frei nach Haeckel. Gonaden (*G*) und Mundöffnung (*M*) sind punktirt und durchschimmernd dargestellt.

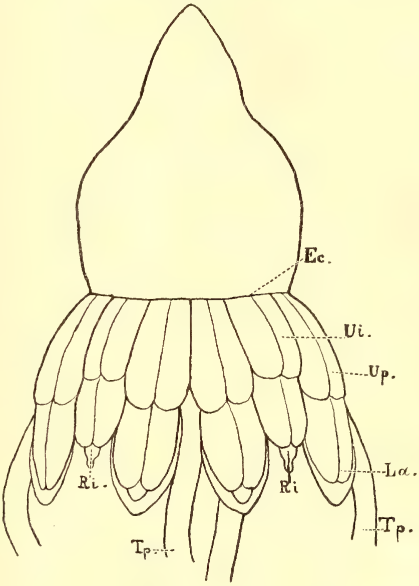
So klar diese Verhältnisse bei den Pericolpiden sind, werden sie auf den ersten Blick viel undeutlicher und komplicirter bei den Periphylliden, der anderen Abtheilung der Peromedusen. Aber gerade in dieser Familie liegt die Lösung der ganzen Frage. Die Periphylliden (Textfig. 6) haben, eben so wie die Pericolpiden vier Sinneskolben (*Ri*), aber anstatt acht sechzehn Lappen. Von diesen sind acht (Sinneslappen, *Sl*) paarweise genähert und schließen zwischen sich einen Sinneskolben; die anderen acht (tentakulären, *Tl*) liegen auch subradial, nicht zu Paaren vereinigt, und zwischen ihnen liegt je ein Tentakel (*Tp*), woher der Name tentakulär. Außerdem entspringen acht Tentakel (*Ta*) zwischen den Paaren der Sinnes- und Tentakulärlappen.

HAECKEL (1881) sagt: »Der Schirmrand der Periphylliden ist offenbar dadurch entstanden, dass an die Stelle eines jeden perradialen Tentakels drei Tentakel und zwei zwischen diese eingefügte tentakuläre Randlappen traten. So stieg die Zahl der Tentakel von 4 auf 12 und die Zahl der Randlappen von 8 auf 16. Die ursprüngliche Zahl der vier Sinneskolben bleibt bei allen Peromedusen erhalten«, und weiter: »Die tentakulären Lappen der Periphylliden fehlen den Pericolpiden.«

Daraus folgt, dass HAECKEL die adradialen Lappen der Pericolpiden den subradial liegenden Sinneslappen der Periphylliden für homolog hält. Aber der Umstand, dass die ersteren streng adradial und die letzteren subradial liegen, spricht schon gegen diese Auffassung; außerdem zeigen die Lappen der Pericolpiden die typischen Beziehungen zu den Gonaden, ähnlich wie bei den Lucernariden, was bei den subradialen Sinneslappen der Periphylliden nicht der Fall ist (vgl. Textfig. 5 und 6). Wenn wir weiter darauf achten, dass diese Sinneslappen paarweise genähert sind und für einen getheilten Hauptlappen angesehen werden können (also es sind hier außer den acht tentakulären Lappen eigentlich nur vier Stammlappen), so wird die Unmöglichkeit dieselben mit den acht adradialen Lappen der Pericolpiden zu vergleichen, noch deutlicher. Von der Zusammengehörigkeit der je zwei subradialen Sinneslappen zu einander kann man auf den Abbildungen, welche MAAS (1897) von den Periphylliden giebt (Taf. IX, Fig. 2; Taf. XI, Fig. 1) sich deutlich überzeugen. Diese Abbildungen sind zum Theil nach den lebenden Thieren angefertigt, wesshalb die Größen- und Lageverhältnisse der Randlappen natürlicher sein müssen, was auch MAAS sagt, als auf HAECKEL's Abbildungen, welche nach konservirten, mehr oder weniger kontrahirten Thieren gezeichnet sind. Desshalb tritt der Unterschied in den Lappenbildungen auf HAECKEL's Abbildungen nicht so deutlich hervor.

Wenn wir aber auch die Auffassung, dass die acht adradialen Pericolpalappen ihre Homologa in den acht Sinneslappen der Periphylliden haben, trotz ihrer Unwahrscheinlichkeit annehmen wollten, so würden doch nur vier interradiale Haupt- oder acht Sinneslappen der Discomedusen ihre homologen Bildungen bei den Lucernariden haben. Dann würden aber auch die perradialen und die interradialen Stammlappen der Discomedusen auf verschiedene Weise entstanden sein, was bei den so streng radiärsymmetrisch gebauten Thieren wohl kaum möglich ist.

Noch unwahrscheinlicher aber, ja entschieden unhaltbar wird diese Auffassung durch die folgenden Betrachtungen, welche von Claus (1886) herrühren. Claus meint nämlich, dass die adradialen Randlappen der Pericolpiden nicht den acht Sinneslappen der Periphylliden, sondern den tentakulären Lappen der letzteren entsprechen, während Haeckel tentakuläre Lappen den ersteren abspricht, und, wie wir es noch sehen werden, mit Recht. Die Sinneslappen der Periphylliden, welche in inniger Beziehung mit den Sinneskolben stehen, sind nach Claus' Ansicht schon bei den Pericolpiden angedeutet und von Haeckel auch gezeichnet, aber nicht erwähnt worden. Wenn wir die Kopie der Haeckelschen Abbildung von Pericolpa (Textfig. 7) betrachten, können wir wirklich sehen, dass die Sinneskolben nicht direkt auf dem Schirmrand, zwischen den adradialen Lappen, sondern gleichfalls auf Lappenvorsprüngen liegen, die nur nicht so weit vorragen. Dass dies selbständige Lappen sind, beweisen die Pedalien (Claus). Jeder dieser vier Lappen, welche wir demnach als Hauptlappen bezeichen können, besitzt gleich den übrigen Lappen ein gut entwickeltes Pedalium (*Ui*). Dasselbe wird, wie das der übrigen Lappen, durch eine Längsfurche zweigetheilt; eben so theilt eine quere Furche es in einen oberen und unteren Theil. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass diese letzterwähnten vier unscheinbaren Lappen der Pericolpiden den vier Stammlappen der Periphylliden, welche zwischen ihren Sinneslappen je einen Sinneskolben tragen (vgl. Textfigg. 7 und 6), ent-



Textfig. 7.
Pericolpa, in der seitlichen Ansicht.

sprechen. Sie sind nur viel kleiner, als die der Periphylliden und nicht so deutlich in zwei Sinneslappen getheilt.

Jetzt muss festgestellt werden, was sind die acht tentakulären Lappen der Periphylla. Sie könnten den acht adradialen Lappen der Pericolpa entsprechen und nur durch die stärkere Entwicklung der Sinneslappen der interradialen Stammlappen, welche bei Pericolpa wenig entwickelt sind, aus der streng adradialen in eine subradiale Lage verschoben sein. Diese Ansicht haben CLAUS und GOETTE. Dieselbe erscheint aber mir nicht zutreffend: Erstens kann bei so allseitig symmetrisch gebauten Thieren, wie die Acalephen, eine solche Verschiebung, welche die strenge Symmetrie erheblich stören würde, kaum vorausgesetzt werden.

Zweitens, an der Stelle, wo bei Pericolpa adradiale Lappen sich befinden, findet man bei Periphylla einen Tentakel (Textfig. 6 *Ta*). Demnach muss dieser die ersteren vertreten. Das wird noch klarer dadurch, dass dieser Tentakel auch dieselben Lagebeziehungen zu den Gonaden (*G*) hat, wie die adradialen Lappen der Pericolpa. Es scheint überhaupt, dass, wenn ein Auswuchs des Schirmrandes, sei es ein Lappen oder ein Randkörper, nicht ausgebildet oder verschwunden ist, derselbe durch einen Tentakel ersetzt wird. So auch in diesem Falle. Dann sind bei Charybdea, bei welcher nur vier Randkörper vorhanden sind, die fehlenden vier interradialen durch je einen Tentakel vertreten. Bei den Discomedusen werden auf diese Weise die verschwundenen adradialen Lappen ersetzt (Textfig. 4 *Ta*). Eben so stehen bei Periphylla an der Stelle der fehlenden perradialen Randkörper je ein Tentakel (Texfig. 6 *Tp*). Selbst in der Ontogenie der Medusa aurita sehen wir, dass die Sinneslappen durch Tentakel präformirt sind (CLAUS, HAECKEL, GOETTE), so dass HAECKEL die Ansicht sogar aussprechen konnte, dass die letzteren in die ersteren direkt sich umwandeln — eine Ansicht, die sich allerdings nicht bestätigt hat. Daraus geht hervor, dass man diese adradialen Tentakel der Periphylla durchaus nicht überspringen und außer Acht lassen kann. Wenn aber die adradialen Lappen der Pericolpa den adradialen Tentakeln von Periphylla entsprechen, müssen die tentakulären Lappen Neubildungen sein.

Noch überzeugender beweist mir das die Zahl der Pedalien. Pericolpa (Textfig. 7) hat 12 solche, Periphylla (Textfigur 6) 16, entsprechend der Zahl der Lappen. Wenn alle Lappen der Periphylla aus den Lappen der Pericolpa entstanden sein sollen, so müsste auch die erstere nur 12 und nicht 16 Pedalien besitzen. Neue vier Pedalien könnten nur durch acht, neu zugetretene, tentakuläre Lappen gebracht werden. Wenn wir den Vorgang uns so vorstellen, dass die adradialen Lappen der Pericolpa gänzlich verschwunden, aber die ihnen zugehörigen Pedalien zurückgeblieben, dass weiter acht neue tentakuläre Lappen hinzugetreten sind, von welchen je zwei benachbarte ein Pedalium gebracht haben, bekommen wir für die Pedalien die Zahl 16. Warum von den acht tentakulären Lappen je zwei nur ein Pedalium gebracht haben, wird verständlich, wenn wir bedenken, dass je ein Paar derselben einem Paar der Sinneslappen der höheren Medusen, welche auch nur ein Pedalium haben (Nauphanta), entspricht, eben so wie der Tentakel, welchen sie einschließen, dem Randkörper der anderen höheren Acalephen homolog ist.

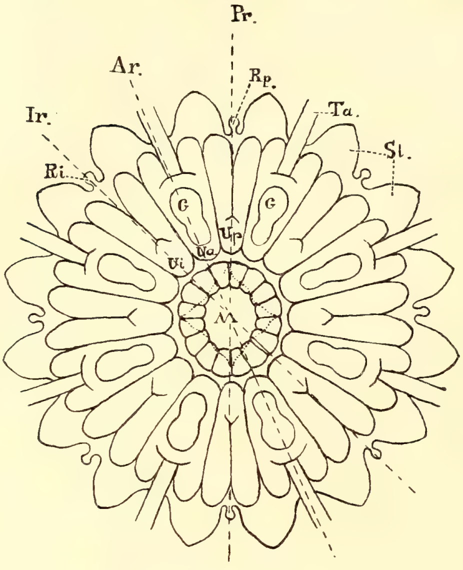
Außer der Zahl beweist das auch die Lage der Pedalien. Jedes Paar, sowohl der tentakulären Lappen, wie auch der Sinneslappen, trägt nämlich auf seiner umbrellaren Seite außer dem eigenen, sich gabelig auf beide Lappen fortsetzenden Pedalium, noch die Gabelenden der zwei benachbarten (Textfig. 6 *Up*, *Ui*, *Ua*).

Diese von Pericolpa so abweichenden Verhältnisse kann man folgendermaßen erklären. Die Schirmperipherie ist bei Periphylla durch die acht ursprünglichen breiten und die acht zugetretenen tentakulären Lappen ganz in Anspruch genommen, so dass anstatt der breiten adradialen Lappen von Pericolpa nur vier schmale Tentakel Platz finden können. Entsprechend der ansehnlichen Entwicklung der Lappen sind auch die denselben zugehörigen Pedalien breit und nehmen den größten Theil der Exumbrella ein. Desshalb müssen die Pedalien, welche den verschwundenen adradialen Lappen zugehörten, durch die Pedalien der Tentakular- und Sinneslappen gedrängt, auf die letzteren aufwachsen (Textfig. 6 *Ua*).

Auf diese Weise bekommen wir Verhältnisse, wie sie bei Periphylla vorhanden sind. Dadurch wird sowohl die Zahl wie auch die Lage der Pedalien erklärt.

Der perradiale Tentakel (Textfig. 6 *Tp*) von Periphylla, welcher zwischen den subradialen tentakulären Lappen steht, wandelt sich schon bei Nauphanta (Textfig. 8 *Rp*) in den Sinneskolben um, wodurch die tentakulären Lappen zu Sinneslappen werden.

Diese interessante Meduse zeigt in der Ausbildung der Schirmperipherie genau dieselben Verhältnisse wie die ephyraähnlichen Discomedusen. Aber durch das Vorkommen der Pedalien (*Up*, *Ui*, *Ua*) erinnert sie an die Peromedusen, wie es Haeckel erkannt hat. Dadurch nimmt sie eine vermittelnde Stellung zwischen den letzteren und den Discomedusen ein, so dass Vanhöffen (1891) sie mit den Periphylliden und einem Theil der Discomedusen zu einer Gruppe »Coronata« zusammengestellt hat. Mit der Ausbildung der vier perradialen Sinneskolben, wodurch die für die höheren Acalephen typische Achtzahl derselben erreicht ist, ist auch jeder Unterschied zwischen den einzelnen Lappen bei Nauphanta verschwunden; alle 16 Lappen sind deutlich paarweise genähert. Die verschwundenen adradialen Lappen sind auch hier durch adradiale Tentakel (*Ta*) angedeutet, welche in typischer Weise den Gonaden (*G*) gegenüberstehen. Eben so ist die Zahl der Pedalien dieselbe wie bei Periphylla, wesshalb man auch nicht zweifeln kann, dass die tentakulären Lappen der letzteren den perradialen Sinneslappenpaaren von Nauphanta homolog sind. Die Lage der Pedalien ist ebenfalls ganz genau übereinstimmend.



Textfig. 8.
Nauphanta, von der aboralen Fläche mit durchschimmernden Gonaden (*G*).

Wenn aber die tentakulären Lappen von Periphylla den perradialen Sinneslappenpaaren von Nauphanta und somit auch denen aller höheren Acalephen entsprechen, dagegen den adradialen Lappen von Pericolpa und somit auch den adradialen Armen der Lucernariden nicht homolog sind, so können auch die letzteren den Sinneslappen der Discomedusen niemals homolog sein. So muss man auch auf diesem Wege zu derselben Ansicht kommen, wie bei dem direkten Vergleiche der Lappenbildungen.

Nehmen wir auch an, dass die adradialen Lappen von Pericolpa bei Periphylla nicht verschwunden sind, sondern in subradiale Lage verdrängt wurden, obwohl das Vorhandensein des adradialen, die adradialen Lappen von Pericolpa ersetzenden Tentakels und die Zahl und die Lage der Pedalien es keineswegs erlauben, und nehmen wir ferner an, dass sie bei Nauphanta und höheren Discomedusen zu Sinneslappen wurden, so bekommen wir bei den letzteren wiederum nur acht, den acht Lucernaridenarmen homologe, Sinneslappen. Die anderen acht, und zwar die, welche die interradialen Stammlappen bilden, würden grundverschieden sein und keine Homologa bei den Lucernariden besitzen. Schon desswegen würde diese Auffassung unhaltbar sein.

Somit sehen wir, dass adradiale Lappenbildungen bei den niederen Scyphomedusen, den Lucernariden, Tesseriden, Cubomedusen und noch bei den Pericolpiden herrschen. Schon von der anderen Peromedusenfamilie an, den Periphylliden, verschwinden diese Lappenbildungen vollständig, um nur bei einigen höheren Discomedusen (z. B. Aureliden, Rhizostomiden) wieder aufzutauchen. Bei höheren Discomedusen werden die adradialen Lappenbildungen durch in Hauptradien stehende Stammlappen, welche gewöhnlich in zwei Sinneslappen getheilt sind, ersetzt. Der Anfang dieser Lappenbildung begegnet uns schon bei Pericolpa, aber noch wenig entwickelt. Schon bei Periphylla verdrängen sie die adradialen Lappen vollständig und herrschen vor bei Nauphanta, den meisten Cannostomen und einfachen Semostomen.

Diese Lappenbildung steht offenbar in innigster Beziehung zu der Ausbildung der typischen Sinnesorgane. Wo dieselben fehlen (Lucernariden, Tesseriden) oder nur in Vierzahl vorhanden sind (Cubomedusen, Pericolpiden) herrscht adradiale Lappenbildung. Wenn die Achtzahl der Sinnesorgane erreicht ist, treten alle Lappen in innige Beziehungen zu den Randkörpern, in Bezug auf welche sie Träger und Schutzorgane darstellen, aber auch einen Theil des zu denselben gehörigen Nervensystems (z. B. bei Cyanea annaskala nach Lendenfeld [1882]) tragen. Desshalb müssen sie auch größer werden und die adradialen Lappen verdrängen. Das ist schon bei Periphylla der Fall, obwohl hier nur vier Randkörper vorhanden sind, weil schon hier die Sinneslappen der interradialen Stammlappen in innige Beziehungen zu den Randkörpern getreten und dem entsprechend größer geworden sind, wodurch die adradialen Lappen keinen Platz finden konnten.

Das Wiederauftauchen der adradialen Lappen bei einigen höheren Medusen, wo sie neben den perradialen und interradialen Sinneslappenpaaren vorkommen, dürfte durch die bedeutende Größe, welche diese Acalephen erreichen, im Vergleich zu welcher die Randkörper sehr klein erscheinen, erklärt werden.

Aus dem, was über die Homologie der Arme und Randlappen gesagt wurde, müssen wir ferner schließen, dass das Nervensystem der Lucernariden mit dem der übrigen Scyphomedusen, wo es bekannt ist, nicht direkt homologisirt werden kann. Abgesehen davon, dass die Nervencentren der Lucernariden nicht an die Randkörper gebunden sind, liegen sie sogar an Gebilden (Armen), welche wir nicht einmal als den Sinneslappen der Acalephen homolog auffassen können. Die Nervencentren der Lucernariden einerseits und die der Cubo-, Pero- und Discomedusen andererseits haben sich unabhängig von einander entwickelt, aber in paralleler Richtung, weil in beiden Fällen (mit Ausnahme der Cubomedusen) das Nervensystem aus getrennten Nervencentren besteht, im Gegensatz zu dem der Hydromedusen.

Die Lucernariden zeigen uns weiter, dass das Nervensystem der Scyphomedusen überhaupt auf das der Hydromedusen nicht zurückgeführt werden kann. Denn, wenn das Nervensystem schon bei der ursprünglichsten aller Scyphomedusen aus acht getrennten Centren besteht, so muss man annehmen, dass es auch von vorn herein in dieser Medusenklasse eine andere Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat als bei den Hydromedusen. Übrigens konnte man das schon auf Grund des Vergleiches der gesammten Organisation erwarten.

Aus dem Vergleich des Nervensystems der Lucernariden mit dem der anderen Scyphomedusen geht weiter hervor, dass es bei den ersteren weniger entwickelt ist, als bei den letzteren, wie es auch anders nicht sein kann. Vor Allem fehlt hier noch die Koncentrirung des exumbrellaren Nervensystems zu besonderen Sinnesorganen, wie die Riech- oder Geschmacksgruben der Discomedusen. Vielmehr funktionirt die ganze äußere Körperfläche als ein diffuses Sinnesorgan. Dagegen enthält das subumbrellare Ektoderm schon stellenweise ein besonderes Nervengewebe; es sind hier motorische Nervencentren ausgebildet. Motorische Nervencentren sind für die Organismen wichtiger und desshalb treten sie früher auf, als die sensiblen, welche nur höheren Formen zukommen. Die Lucernariden brauchen außerdem bei ihrer festsitzenden Lebensweise die sensiblen Nervencentren nicht in dem Maße, wie die freischwimmenden Medusen.

Doch fehlen auch den Lucernariden die Sinnesorgane nicht ganz.

Hier funktioniren als solche die Tentakel und die tentakelartigen Randpapillen. Doch sind es keine vollständigen Sinnesorgane, denn die Tentakel dienen auch zur Vertheidigung, zum Ergreifen der Beute, sowie zur Lokomotion. Auch kommt ihnen hauptsächlich der Tastsinn zu. Dagegen fehlen die specifischen Sinnesorgane, Gehör- (Gleichgewichts-) und Sehorgane, wie sie den höheren Medusen (Cubo-, Pero- und Discomedusen) zukommen. Also auch in der Ausbildung der Sinnesorgane stehen die Lucernariden auf der tiefsten Entwicklungsstufe, welche über die der Actinien sich nicht erhebt.

Schon die nächstverwandten Tesseriden besitzen Augenflecke. Eine successive Entwicklung der Sinnesorgane vermögen wir im System der Scyphomedusen nicht zu verfolgen, denn zwischen den Tesseriden und den nächst höheren Formen besteht in dieser Beziehung eine weite Lücke. Abgesehen von den Charybdeiden, welche ein so hoch entwickeltes Nervensystem und Sinnesorgane besitzen, die aber vielleicht ein Seitenzweig im Stammbaume der Scyphomedusen sind (CLAUS [1878], MAAS [1897]), haben auch die Peromedusen viel höher entwickelte Sinnesorgane als die Tesseriden und unterscheiden sich in dieser Beziehung nicht erheblich von den Discomedusen (Nausithoë z. B., s. HAECKEL [1881], MAAS [1897]).

C. Anhang.

1. Septen.

Bis jetzt haben die meisten Forscher angenommen, dass in den Septen der Lucernariden die Gallerte der Exumbrella kontinuirlich in die der Subumbrella übergeht. Bei meinen Untersuchungen fand ich jedoch, dass es sich nicht ganz so verhält. Bei Lucernaria campanulata z. B. beobachtet man, dass durch die Dicke des Septums und zwar in seiner ganzen vertikalen Ausdehnung, eine sehr dünne Protoplasmalage verläuft. Durch dieselbe werden hier die exumbrellare und subumbrellare Gallerte von einander scharf geschieden. Zu gleicher Zeit aber stehen dadurch die Entodermbekleidungen der benachbarten Radiärtaschen in Verbindung. In dieser protoplasmatischen Verbindung findet man keine Kerne; dem entsprechend sind es auch keine Zellen, sondern die Protoplasmalage wird von Fortsätzen der Entodermzellen gebildet, welche das Septum an seinen Seiten, in der Mitte seiner Breite, bekleiden und welche sich durch besondere Größe auszeichnen. Bei Lucernaria campanulata findet man gewöhnlich jederseits eine solche Zelle, welche weit in die Gallerte eindringt. Wenn das Septum ziemlich dünn ist (Fig. 10, Taf. XXIII), können die beiden Zellen direkt zusammenstoßen, und das ist der häufigere Fall. Ist es dicker, so wird das direkte Aneinanderstoßen nicht so deutlich: man bemerkt nur eine dünne, körnige Protoplasmalage, welche beide Zellen verbindet.

Dieselben Verhältnisse findet man bei Craterolophus tethys und Haliclystus octoradiatus. Die Entodermzellen, welche jederseits (in Ein-, Zwei-, seltener Dreizahl) das Septum in der Mitte seiner Breite begrenzen (Fig. 11, Taf. XXIII), sind auch hier etwas größer, blasig und ohne sich färbenden Inhalt, worin sie den Entodermzellen des Tentakelstieles gleichen. Ihre Basen dringen in die Septalgallerte, bis sie an einander stoßen, wodurch der Querschnitt des Septums in zwei Zapfen getheilt erscheint. Dass dadurch die exumbrellare (*Eg*) und subumbrellare (*Sg*) Gallerte von einander geschieden werden, ergiebt sich aus der verschiedenen Beschaffenheit der beiden Gallertpartien, was weiter unten beschrieben wird (siehe Struktur der Gallerte). Auch verhalten sich beide verschieden zu den Färbungsmitteln, indem die exumbrellare Gallerte der Körperwand und ihre direkte Fortsetzung, welche den äußeren Theil des Septums bildet, sich intensiver färben als die Gallerte der Subumbrella und der inneren, subumbrellaren Septumhälfte.

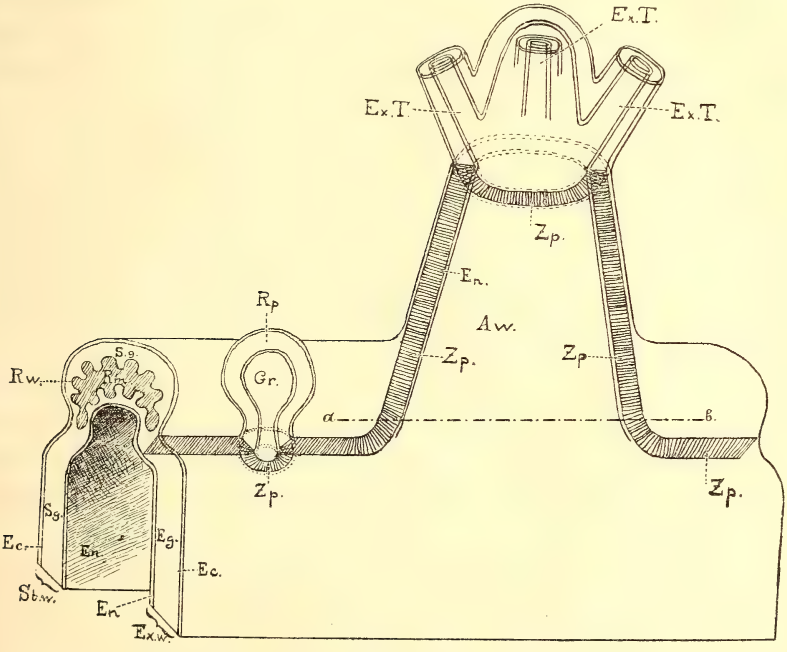
Clark (1881) erwähnt zwar diese Scheidung beider Gallertschichten, beschreibt aber ein unmittelbares Aneinanderstoßen derselben; die protoplasmatische Durchsetzung des Septums wird nicht erwähnt.

Der Bau der Septen ist aber von Wichtigkeit für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Lucernariden und der anderen Scyphomedusen. Es ist nämlich die Frage aufgeworfen worden, ob die Septen der ersteren solchen (resp. den Septalknoten) der letzteren homolog sind und ob sie weiter von den Septen der Scyphostoma direkt sich ableiten lassen, oder sekundäre Verlöthungen der beiden Entodermlagen der Radiärtaschen darstellen. Bei anderen Tesseronien hat man in den Septen und den Septalknoten eine Medusoidplatte gefunden, welche für eine solche Verlöthung sprechen würde. Bei Charybdea z. B., welche allein unter allen Tesseronien (mit Ausnahme der Lucernariden) sehr gut ausgebildete, durch die ganze Höhe der Glocke hinziehende Septen besitzt, hat Claus (1878) eine aus einer Zellreihe bestehende Medusoidplatte beschrieben und abgebildet. Daraus schließt er, dass die Lucernaridensepten möglicherweise denen der Charybdea nicht homolog seien.

Nun hat aber Goette (1887) die Vermuthung ausgesprochen, dass eine solche Medusoidplatte auch auf andere Weise, als durch Verlöthung, entstehen kann, nämlich: »in Folge einer Verdickung des Anfangs dünnen Septums durch eindringende Gallerte kann eine Verlöthung der zusammenstoßenden Entodermfalten sehr wohl hinzukommen, ohne die genetische Bedeutung des Septums zu verändern«. Diese Vermuthung sucht er durch ein Schema zu illustriren. Ob die Trennung in zwei Hälften auch bei den Lucernaridensepten auf diese Weise erklärt werden kann, wird wohl nur das Studium der Entwicklung sicher entscheiden können.

2. Zellplatte.

Auf Radiärschnitten durch den Becherrand der Lucernariden sieht man unterhalb des Randmuskels eine Reihe von Zellen, welche vom Ektoderm der Exumbrella zum Entoderm derselben durch die Gallerte hinziehen (Textfig. 9 *Zp*). Da diese Zellreihe auf allen Schnitten



Textfig. 9.

Schema, welches den Verlauf der Zellplatte auf dem Becherrand und den Armen zeigen soll. *Aw*, Armwulst; *Gr*, Gastralraum der Randpapille; *Ec*, Ektoderm; *Eg*, exumbrellare Gallerte; *En*, Entoderm; *Ex.T*, exumbrellar stehende Tentakel; *Ex.w*, exumbrellare Körperwand; *Rm*, Randmuskel im Querschnitt; *Rp*, Randpapille; *Rw*, Randwulst; *Sb.w*, subumbrellare Körperwand; *Sg*, subumbrellare Gallerte; *Zp*, Zellplatte (schraffirt).

vorkommt, so haben wir es mit einer Zellplatte zu thun, welche die Gallerte, vom Entoderm zum Ektoderm schräg nach außen aufsteigend, durchsetzt. Der Verlauf dieser Zellplatte wird durch das Schema (Textfig. 9 *Zp*, schraffirt) erläutert. Wo der Schnitt die Randpapille, *Rp* (Craterolophus tethys, Haliclystus octoradiatus), welche zwischen den Armen, unter dem Randmuskel (*Rm*) sich befindet, trifft, sieht man die Zellplatte ebenfalls; sie zieht hier nicht unmittelbar unter dem Randmuskel, sondern vom Ektoderm der Randpapillenbasis zum Entoderm der Gastralhöhle derselben. Wir müssen uns ihren Verlauf hier so vorstellen, dass sie ihren Platz unter dem Randmuskel verlässt (Textfig. 9) und auf die exumbrellare Seite des kurzen Stieles der Randpapille heraufsteigt. Diesen umzieht sie in einem Halbkreis und steigt auf der anderen Seite des Stieles wieder auf die Becherwand herab.

An der Basis eines Armes angelangt, steigt die Zellplatte auch auf diesen hinauf (Textfig. 9 *Aw*). Am besten nimmt man sie auf Querschnitten wahr. Zum Beispiel auf dem Querschnitt durch den Arm von Haliclystus octoradiatus (Fig. 2, Taf. XXIII) befindet sie (*Zp*) sich zu beiden Seiten an der Grenze der exumbrellaren und subumbrellaren Wand, auf der exumbrellaren Seite des Randmuskelquerschnittes (*Rm*). Die Zellplatte zieht bis zum oberen Ende des Armes. Hier biegt sie rechtwinklig um (Textfig. 9) und umzieht horizontal den exumbrellaren Umkreis des Armes, basal von den äußeren, exumbrellar stehenden Tentakeln (*ExT*). Auf einem Radiärschnitt durch den Arm (Fig. 7, Taf. XXIII bei *x*) trifft man sie unmittelbar unterhalb der äußeren Tentakel, vom Ektoderm der Exumbrella zum Entoderm des Tentakelstieles hinziehend, als eine einfache Zellreihe. Auf der anderen Seite des Armes (Textfig. 9) biegt sie natürlich wieder rechtwinklig basalwärts um und zieht bis zum Becherrand hinab.

Wo Tentakel mit modificirtem Ektoderm der Stiele vorkommen (Craterolophus tethys, Lucernaria campanulata), muss die Zellplatte basalwärts von diesen Tentakeln gesucht werden, weil letztere ebenfalls exumbrellar stehen.

Die Höhe der Zellplatte hängt von der Dicke der Gallerte an der betreffenden Stelle ab. Fast immer besteht sie aber (im Radiärschnitt gesehen) nur aus wenigen Zellen. Bei Haliclystus octoradiatus an den mittleren Radiärschnitten durch die Randpapille wird sie sogar nur aus einer einzigen, aber großen Zelle (Fig. 8, Taf. XXIII; bei stärkerer Vergrößerung auf Fig. 5, Taf. XXV) gebildet. Zu beiden Seiten der Medianebene der Randpapille ist sie jedoch höher (Fig. 3, Taf. XXV). Bei Craterolophus tethys ist die Zellplatte auch in der Medianebene der Randpapille aus mehreren Zellen zusammengesetzt.

Bei Haliclystus octoradiatus und Lucernaria campanulata sind die die Zellplatte zusammensetzenden Zellen von blasiger Beschaffenheit; sie sind rundlich (Fig. 3, Taf. XXV), haben einen runden Kern und färben sich kaum. Nur um den Kern sieht man eine schwache Ansammlung von körnigem, sich färbendem Protoplasma. Darin ähneln sie den Entodermzellen der Tentakelstiele. Bei Craterolophus tethys fehlt diese blasige Beschaffenheit und die Zellen färben sich intensiver und gleichmäßiger.

Die Zellplatte wird gebildet durch Verlängerung von Ektodermzellen, wovon ich mich besonders gut bei Craterolophus tethys überzeugen konnte. Fig. 2, Taf. XXV stellt einen Theil eines Querschnittes durch den Becherrand dar, auf welchem der Randmuskel (*Rm*) längs getroffen ist. Die Zellplatte (*zp*) ist hier da getroffen, wo sie rechtwinklig umbiegend auf den Arm aufsteigt (s. Schema, Textfig. 9, wo die entsprechende Stelle durch die Linie *ab* bezeichnet ist). Man sieht deutlich, wie die einzelnen Zellen des exumbrellaren Ektoderms, welche in dem von dem Armwulst (*Aw*) und der Becherwand gebildeten Winkel (bei *x*) liegen, verlängert sind, in die Gallerte eindringen und zum Entoderm ziehen. Dabei trennen sie die exumbrellare Gallerte der Armbasis (*Aw*) von der entsprechenden Schicht der Becherwand, welche hier die Fortsetzung der subumbrellaren Gallerte ist (vgl. Schema und Beschreibung der Gallerte weiter unten).

Dass die Zellplatte von Ektodermzellen gebildet wird, geht auch daraus hervor, dass sie sich verschmälert, bevor sie an das Entoderm herantritt und als feine protoplasmatische Lage, welche keine Kerne mehr enthält, das Entoderm erreicht (Fig. 2, Taf. XXV).

In derselben Region sind die Ektodermzellen, welche an die Zellplatte angrenzen (Fig. 2, bei *x*), Sinneszellen, die zu dem Ende des Randmuskels hinziehen, wie es schon bei Beschreibung der Subumbrella berichtet wurde. Diese Sinneszellen haben aber keine nähere Beziehung zur Zellplatte, deren Zellen keinen nervösen Charakter zeigen, was besonders bei Lucernaria campanulata und Haliclystus octoradiatus leicht zu erkennen ist, wo sie blasig erscheinen. Einzelne Nervenfasern — Fortsätze der erwähnten Sinneszellen — begleiten dieselben aber eine Strecke weit (Fig. 2, Taf. XXV), und erreichen möglicherweise mit ihnen das Entoderm.

Vielleicht hat die Zellplatte dieser Körperregion auch eine Bedeutung als Anheftungsstelle für den Randmuskel. Die basale Partie desselben, deren Fasern sich nicht auf die Arme fortsetzen, sondern an den Basen der benachbarten Arme endigen, verjüngt sich an ihren beiden Enden zu den Seiten der Armbasen, und läuft schließlich in einen fadenartigen Fortsatz aus (Fig. 2, Taf. XXV). Dieser stielartige Fortsatz tritt mit der Zellplatte in Verbindung, da wo diese an das Entoderm gelangt.

Nur in dieser Region jedoch könnte die Zellplatte eine solche Rolle spielen. Was für eine Bedeutung sie im Allgemeinen besitzt, ob sie mit der Ernährung der Gallerte oder als mechanische Stütze dient, vermag ich nicht zu entscheiden. Vielleicht kann sie als Antagonist des Randmuskels funktioniren, indem sie dem Becherrand und den Armen, welche durch den Randmuskel kontrahirt sind, ihre normale Beschaffenheit wieder anzunehmen hilft. Die Entodermzellen der Tentakelstiele, die ähnlich gebaut sind, wie die Zellen der Platte, wirken auch als Antagonisten der Tentakelmuskulatur. Für diese Auffassung könnte auch der Umstand sprechen, dass die Zellplatte überall die Muskeln begleitet. Dagegen ist jede Möglichkeit auszuschließen, dass sie eine Kommunikation des Gastralraumes mit der Außenwelt herstelle.

Nur bei Clark (1881) und Schlater (1891) finden sich einige Angaben über die Zellplatte.

Clark beschreibt sie am eingehendsten. Er hat die einzelnen Stellen, wo sie auftritt, richtig bemerkt, nur hat er den Zusammenhang dieser Stellen nicht erkannt und desshalb den kontinuirlichen Verlauf der Platte übersehen; auch findet man bei ihm nichts über die Histologie der Zellplatte. Er bemerkt ganz richtig, dass sie überall die exumbrellare und subumbrellare Gallerte von einander trennt. Das kann man gut an der verschiedenen Beschaffenheit beider erkennen, was weiter unten bei der Beschreibung der Gallerte erörtert wird.

Clark meint, dass die Zellplatte eine Fortsetzung der Muskellage (Clark's Opsomyoplax) ist, welche das subumbrellare Ektoderm (»Opsophragma«) unterlagere. Nach meinen Präparaten ist zu schließen, dass sie vom exumbrellaren Ektoderm gebildet wird (Fig. 2, Taf. XXV). Gegen Clark spricht auch der Umstand, dass das subumbrellare Ektoderm, an welches die Zellplatte angrenzt, nicht immer Muskeln enthält (Fig. 8, Taf. XXIII; Fig. 5, Taf. XXV). Unter den äußeren Tentakeln ist sie sogar von dem Muskelepithel der

Tentakel durch das Nervenepithel getrennt (Fig. 7, Taf. XXIII, bei x); außerdem besitzen die verdickten und modificirten Stiele der äußeren Tentakel von Craterolophus tethys und Lucernaria campanulata keine Muskulatur auf der exumbrellaren Seite. Jedenfalls wird die Zellplatte nicht von Muskelzellen gebildet, was aus dem oben beschriebenen blasigen Charakter der Zellen bei Haliclystus octoradiatus und Lucernaria campanulata deutlich hervorgeht.

Schlater beschreibt die Zellplatte im Stiel der Randpapille von Haliclystus auricula und bildet sie richtig ab. Nur hat er einzelne Bilder unrichtig kombinirt, wesshalb auch seine Beschreibung des Verlaufes der Zellplatte nicht ganz zutrifft. Er sagt: »Unmittelbar am Rande des Haliclystuskörpers in der Nähe des Randkörperchens in der Ringmuskulatur seinen Anfang nehmend, verläuft dieses Gebilde als einschichtige Zellenplatte in der Gallertsubstanz, umhalst den aus dem Gastralraum in den Hohlraum des Randkörpers führenden Kanal, an dieser Stelle seitwärts mit dem Ektoderm des Stieles in Verbindung (Fig. 18) tretend, läuft dann eine kurze Strecke weit an der unteren Fläche des Entoderms entlang, geht in dasselbe theils über, macht sodann eine Biegung rückwärts nach unten und geht an der unteren Fläche des Randkörpers ins Ektoderm über.« Worin diese Beschreibung nicht zutreffend ist, ergiebt sich aus dem Vergleich derselben mit meinem Schema (Textfig. 9).

Die Zellplatte soll nach Schlater als »eine Stützplatte für das herabhängende Randkörperchen« dienen und die Gastralhöhle der Papillen öffnen und schließen, einem Diaphragma vergleichbar.

Eine solche Verbindung des Ektoderms mit dem Entoderm durch eine Zellplatte ist nicht auf die Lucernariden allein beschränkt, wie mir die Litteratur zeigt. Bei Charybdea marsupialis beschreibt Claus (1878) eine ganz ähnliche Zellplatte. Auf einem Radiärschnitt durch den Glockenrand (Claus, Fig. 39, Taf. IV) sieht man sie oberhalb des Velums; sie trennt auch hier die exumbrellare Gallerte von der subumbrellaren. Fig. 40 von Claus, welche einen Querschnitt durch die Glocke am Rande derselben darstellt, entspricht meiner Fig. 2, Taf. XXV. Die Zellplatte besitzt hier eine ganz übereinstimmende Lage und trennt ebenfalls die subumbrellare Gallerte, welche über den Glockenrand auf die obere Fläche sich fortsetzt wie bei den Lucernariden, von der exumbrellaren.

Diesen »Parenchymstreifen« betrachtet Claus als Verwachsung einer Gefäßfalte, also entodermalen Ursprungs. Da dieser sogenannte Parenchymstreifen wohl ohne Zweifel der Zellplatte der Lucernariden entspricht, letztere aber sicher ektodermalen Ursprungs ist, so muss wahrscheinlich auch bei Charybdea das Entstehen dieser Verbindung anders gedeutet werden.

Eimer (1878) hat eine ähnliche Verbindung von Entoderm und Ektoderm (z. B. in der Randkörpertasche) bei einigen Acalephen nachgewiesen. Er nennt sie Verbindungsblätter (p. 191) und vergleicht sie den Verbindungsblättern, welche Gefäße mit einander verbinden, also mit entodermalen Gefäßlamellen (Medusoidlamellen).

Hesse (1895) bestätigt Eimer's Angabe für Rhizostoma Cuvieri. Nach ihm soll die »Gefäßplatte« das Ektoderm der Sinnesgrube mit den Gefäßschenkeln der Ephyralappen verbinden. Von hier läuft die Gefäßplatte (p. 105) »zunächst am Rande der inneren Sinnesgrube und geht dann im Grunde einer Furche am Ephyralappen entlang«. Histologische Angaben findet man weder bei Eimer noch bei Hesse.

In der Entwicklung von Chrysaora und Medusa aurita, wie sie Claus und Goette beschrieben, kommt auch eine Verbindung des Ektoderms mit dem Entoderm vor (Claus 1883, Taf. V, Fig. 36; Goette 1887, Taf. IX, Fig. 39).

Goette sagt: »Der Außenrand der Lappentasche verschmilzt mit dem Außenrande einer flachen Ektodermfalte, welche durch die ganze Fläche des Lappens jederseits sich über dessen Subumbralfläche gleich einer niederen konvexen Leiste hinzieht« (p. 35). Die Lage dieser Verwachsung entspricht derjenigen, welche die Zellplatte der Lucernariden auf den Armen einnimmt und bei der Ähnlichkeit der Scyphostoma von Medusa (Aurelia) aurita mit den Lucernariden ist es wohl möglich, dass es sich um homologe Bildungen handelt.

3. Struktur der Gallerte.

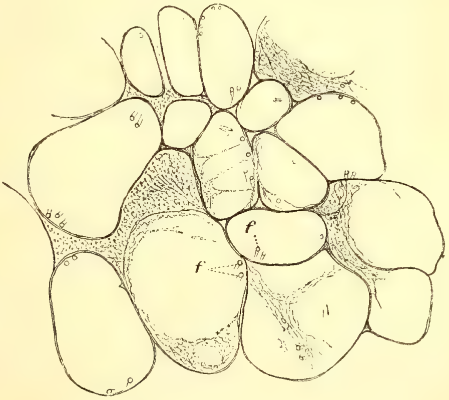
Die Gallerte wechselt in ihrem Aussehen etwas, was auf verschiedene Wirkung der Reagentien, auf den verschiedenen Grad der Entwässerung und verschiedene Kontraktionszustände des Thieres zurückgeführt werden muss. Desshalb ist sie auch schwierig zu untersuchen.

Die Gallerte der Subumbrella ist von der der Exumbrella ziemlich verschieden. Die subumbrellare Gallertschicht ist dünn und erscheint ganz homogen; die der Exumbrella ist viel dicker, in komplicirter Weise differenzirt und wird von Fasern durchsetzt, welche der subumbrellaren fehlen. Beide Gallerten gehen auch nicht direkt in einander über. Es sind folgende Stellen, wo sie an einander stoßen: die vier Septen (Fig. 10 und 11, Taf. XXIII), die Seiten der Arme

(Fig. 2, Taf. XXIII), die oberen Enden der Arme, unterhalb der äußeren Tentakel (Fig. 7, Taf. XXIII), die Randpapillen (Fig. 8, Taf. XXIII), der Rand des Bechers basalwärts vom Randmuskel (Textfig. 9) und der Rand des Bechers, wo der Randwulst (Fig. 2, Taf. XXV, *Ect.d.Rw*), welcher die subumbrellare Gallerte enthält (Textfig. 9 *sg*), an die Basen der Arme (*Aw*, Fig. 2, Taf. XXV) stößt, deren exumbrellare Gallerte in die der Becherwand übergeht. An allen diesen Stellen werden beide Gallerten entweder durch die dünne Protoplasmalage der Septen oder durch die vorhin genauer beschriebene Zellplatte getrennt.

Die Tentakel und die Randpapillen besitzen subumbrellare Gallerte, wie es schon Clark beschrieb. Dieselbe tritt also aus der subumbrellaren Wand des Bechers über dessen Rand in diese Fortsätze hinein. Auch der Randwulst (*Rw*), welcher den Rand des Bechers umsäumt, und den Randmuskel birgt, wird, wie erwähnt, durch die Wucherung der subumbrellaren Gallerte über den Becherrand gebildet (Textfig. 9 *sg*; Fig. 2, Taf. XXV). Ganz dasselbe finden wir nach Claus' Angaben auch bei Charybdea, wie der Vergleich seiner Figg. 40 und 39, Taf. IV mit meinem Schema (Textfig. 9) und der Fig. 2, Taf. XXV ergiebt.

Der Stiel enthält nur exumbrellare, das Mundrohr nur subumbrellare Gallerte.



Textfig. 10.
Exumbrellare Gallerte im Tangentialschnitt durch die Körperwand. *f*, Faserquerschnitte.

Die exumbrellare Gallerte besitzt zwei Verdichtungszonen: eine unterhalb des Ektoderms, die andere unterhalb des Entoderms, wobei die letztere viel dicker ist. Von dieser breiten entodermalen Gallertlamelle, *El*, Fig. 2, Taf. XXV (Korotnew nennt dieselbe Membrana propria), heben sich, auf dem Querschnitt durch die Becherwand gesehen, ziemlich dicke Auswüchse (Fig. 2, Taf. XXV, bei *Aw*) ab, welche gegen das Entoderm senkrecht verlaufen. Auf einem tangentialen Schnitt durch die exumbrellare Körperwand erscheint die Gallerte aus rundlichen, oder mehr oder weniger polygonalen Räumen bestehend, deren Wände aus stark lichtbrechender Substanz gebildet werden (Textfig. 10). Die Auswüchse der entodermalen Lamelle, welche auf dem Querschnitt durch die Becherwand wie Fasern aussehen, sind demnach lamellenartig und bilden, indem sie unter einander anastomosiren, diese Räume der Gallertsubstanz. Im Inneren sind die letzteren entweder ganz leer, d. h. vermuthlich nur von Flüssigkeit erfüllt, oder man findet in ihnen stellenweise eine körnige, sich färbende Masse.

Die entodermale Lamelle mit ihren Auswüchsen stellt gewissermaßen das Skelet der ganzen Gallertschicht dar. Vermuthlich verleiht diese Struktur der exumbrellaren Gallerte gerade die nöthige Biegsamkeit und Widerstandsfähigkeit gegen äußere Stöße und Pressungen. Zu ihrer Stütze dienen noch besondere stark lichtbrechende, gleichmäßig dicke Fasern, welche vom Entoderm bis zum Ektoderm die ganze Dicke der Gallerte durchsetzen (Fig. 2 und 4 *f*, Taf. XXV). Auf dem tangentialen Schnitt durch die Körperwand (Textfig. 10 *f*), findet man die Querschnitte dieser Fasern in den Räumen der Gallerte gewöhnlich deren Wand anliegend. Ihren Ursprung hat bis jetzt nur Korotnew (1876) richtig erkannt, indem er sie vom Entoderm ableitet. Und in der That kann man sich hiervon leicht überzeugen, wenn das Entoderm von der Gallerte durch Reagentienwirkung abgehoben ist. Nur an einzelnen Stellen, wo das Entoderm konische Auswüchse in die Gallerte bildet, von welchen die Fasern abgehen, haftet das Entoderm dann noch an der Gallerte (Fig. 4, Taf. XXV), wodurch so zu sagen Arkaden gebildet werden. Auf solchen Präparaten überzeugt man sich, dass von mehreren Zellen feinste Fasern in die Gallerte hineingehen, um sich zu einer der Fasern zu vereinigen, welche gegen das Ektoderm sich abermals verzweigt.

Wenn man durch Maceration das Ektoderm und Entoderm von der Gallerte entfernt, kann man eine solche Verzweigung der Faser an beiden Flächen der Gallerte ebenfalls beobachten. Fig. 6, Taf. XXV stellt die Endigung einer Faser an dem Entoderm dar, welche sich in mehrere, körnig aussehende Fibrillen zertheilt. An dieser Stelle erscheint sie manchmal breiter, wie eine rundliche Platte, welche vielleicht dem »Endplättchen« Kling's entspricht.

Auf den Schnitten eines jungen Exemplars von Craterolophus tethys konnte ich sehen, dass in den konischen Auswüchsen des Entoderms, von welchen die Faser ausgeht, entodermale Drüsenzellen lagen. Wie die Fig. 4, Taf. XXV zeigt, liegen fast in jedem solchen Auswuchs eine, zwei oder drei Drüsenzellen (*Dz*). Ein solches Bild ruft den Gedanken hervor, dass die Fasern eben diesen Drüsenzellen angehören, in der Weise, dass sie von denselben ausgeschieden werden. Demnach würden sie nicht direkte Fortsätze der gewöhnlichen Entodermzellen sein, wie es Korotnew annimmt, sondern nur Ausscheidungsprodukte der Drüsenzellen.

Genauere Untersuchung der Art der Verzweigung der Faser an dem Entoderm bestätigt mir diese Vermuthung. Wie die Fig. 1, Taf. XXV zeigt, dringen mehrere Fibrillen, welche sich zu einer Faser vereinigen, zwischen die Entodermzellen ein, können also keine Fortsätze der Zellbasen sein. Man kann einige Endfibrillen an der Drüsenzelle (*Dz*) sich ausbreiten sehen, als ob die letztere davon umsponnen wäre. In anderen Fällen konnte ich sehr deutlich die feinen Verzweigungsfibrillen der Fasern in großer Zahl zwischen die Zellen eindringen und ziemlich hoch heraufsteigen sehen, ohne dass Beziehungen zu den Drüsenzellen hervortraten; vielmehr verbreiteten sich die Fibrillen auch auf andere Zellen.

An der Verzweigungsstelle der Faser wurde zuweilen ein rundlicher Körper von unregelmäßiger Form gefunden, welcher aber kaum ein Kern sein kann; er färbt sich sehr blass.

Nicht alle Endfibrillen der Fasern gehen in das Entoderm hinein, einige verbreiten sich auch unter demselben (Fig. 1, Taf. XXV).

Auf einigen Längsschnitten durch den Stiel konnte ich sehen, dass die Substanz der entodermalen Lamelle um die Auswüchse des Entoderms und um die davon abgehenden Fasern anders beschaffen war, wodurch gewissermaßen Röhren gebildet wurden, in welchen die Fasern innerhalb der entodermalen Gallertlamelle verliefen.

In den Septen erstrecken sich die Fasern von den Entodermzellen der einen Seite zu denen der anderen durch die ganze Dicke des Septums (Fig. 11, Taf. XXIII).

Nach Kling (1879), welcher die Verzweigung dieser Gallertfasern und das Aufsteigen ihrer Fortsätze zwischen den Entodermzellen beobachtete, sollen die Fortsätze mit den Ektoderm- und Entodermzellen in keine Verbindung treten.

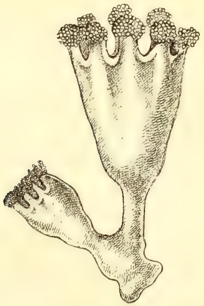
Sehr ausführlich beschreibt Clark (1881) die Gallerte. Er vergleicht die exumbrellare Gallertschicht, welche er »Chondrophys« nennt, mit Knorpelgewebe und die Fasern mit den Knorpelzellen. Die letzteren sollen durch die Differenzirung der hyalinen Grundsubstanz der ersteren entstehen. Diese »fibre-celles« sind an beiden Gallertflächen verbreitet und von einer Membran umgeben. Diese letztere entspricht den von mir beschriebenen Wandungen der polygonalen Räume. »These fibrillae then are extremely elongate cells in a low state of development, in which the periphery has become differentiated into a distinct wall, while the contents have remained undifferentiated from the nucleus. Their distal ends lie in close contact and thereby have become polygonal and present the appearance of an irregular network, when this stratum is seen from either of its faces.« Aus dieser Darstellung scheint mir hervorzugehen, dass Clark auf Querschnitten und Flächenschnitten durch die Gallerte ganz verschiedene Dinge auf einander zurückführt, indem er die Fasern mit den Räumen, in welchen die ersteren liegen, verwechselt, ohne dabei den enormen Größenunterschied zu berücksichtigen.

Nach Korotnew soll Lucernaria campanulata keine Fasern besitzen, was jedenfalls nicht richtig ist. Ich habe bei ihr ganz ähnliche Fasern gefunden, wie bei den anderen Lucernariden, wie Fig. 6, Taf. XXV, sie zeigt.

Die kompaktere homogene subumbrellare Gallerte, welche ihrer Beschaffenheit nach der entodermalen Lamelle der exumbrellaren Gallerte ähnelt, wird wohl sehr elastisch sein und dadurch befähigt als Antagonist der Längsmuskulatur des Körpers zu wirken. Außer dem Randmuskel findet man auch im Lucernaridenkörper keine cirkuläre Muskulatur, welche diese Rolle übernehmen könnte.

4. Über Knospungserscheinungen bei den Lucernariden.

Nach Korotnew soll Uljanin Knospung an einer Lucernaride des Schwarzen Meeres (Lucernaria campanulata?) beobachtet haben. Unter den vielen Exemplaren von Lucernaria campanulata, die ich in der Bucht St.-Vaast (Normandie) sammelte, kam ein Exemplar vor, bei welchem an einem Stiele zwei Individuen saßen (Textfig. 11). Das eine Individuum war viel größer als das andere. Ob man das auf Knospung zurückführen kann oder nicht, ist schwer zu sagen. Es könnte auch eine Regenerationserscheinung sein. Bei meinen auf Helgoland angestellten Regenerationsversuchen habe ich durch Zerschneiden von Craterolophus tethys ebenfalls zwei Individuen auf einem Stiel erhalten können. Bei dem erst erwähnten Exemplare ist aber ein Individuum viel größer als das andere, was gegen eine solche Erklärung des Falles spricht. Auch sahen beide ganz normal aus. Das größere hatte die normale Zahl



Textfig. 11.
Zwei Individuen von Lucernaria campanulata auf einem gemeinsamen Stiele.

der Arme und Genitalien, was bei der Regeneration wohl kaum in demselben Maße erreicht wird. Eher könnte es sein, dass beide Individuen an einem abgetrennten und regenerirten Stiel einer ursprünglich ziemlich großen Lucernaride hervorgewachsen sind. Dabei könnten sie ihr normales Aussehen wohl bekommen. Dass ein Stiel sich zu einer ganzen Lucernaride regeneriren kann, wissen wir aus den Angaben MEYER's. Aber auch mir kamen Exemplare vor, wo ein unverhältnismäßig kleiner Becher auf einem sehr langen und dicken Stiel saß, was ich nur durch eine solche Regeneration erklären kann.

Immerhin scheint mir die Auffassung dieses Doppelthieres als ein durch Knospung entstandenes plausibler zu sein. Doch ist die Knospung bei den Lucernariden jedenfalls keine regelmäßige Erscheinung. Ich habe eine sehr große Zahl von Craterolophus tethys, Lucernaria campanulata und Haliclystus octoradiatus beobachtet (allerdings in beiden Fällen, wo ich solche Gelegenheit hatte, zu einer und derselben Zeit, August bis Oktober) und nur dies einzige Doppelindividuum gefunden.

KOROTNEW (1876) beschrieb eine Theilung bei den Lucernariden. Das Thier zerschnürt sich der Länge nach, eben so das Mundrohr, wobei sich die Zahl der Arme vergrößert. Diese Theilung ist mir unwahrscheinlich, und das von KOROTNEW beschriebene Exemplar (Haliclystus octoradiatus) dürfte ein Regenerationszustand gewesen sein. Von den von mir längsdurchschnittenen (bis zur Hälfte des Stieles) Exemplaren von Craterolophus tethys regenerirte sich bei einigen jede Hälfte zu einem Individuum; bei anderen aber, bei welchen der Schnitt vermuthlich nicht so tief geführt war, verwuchsen beide Hälften wieder zu einem Individuum. Dabei blieben Becher und Mundrohr an der Nahtstelle stets eingeschnürt. Die Vermehrung der Arme kommt oft vor auch bei Exemplaren, welche nicht zerschnitten waren. Ich habe Lucernariden mit neun und zehn Armen gefunden. Auch das von KOROTNEW beschriebene, angeblich in Theilung begriffene Exemplar hatte keineswegs die doppelte Zahl der Arme, wie man auf seinen Abbildungen erkennen kann.

* * *

Zum Schluss bleibt mir noch die angenehme Pflicht, meinen herzlichen Dank allen Denjenigen auszusprechen, welche mir bei der Vollendung meiner Arbeit hilfreich beistanden. In erster Linie kann ich nicht genug dankbar sein meinem hochverehrten Lehrer, Herrn

Geh. Hofrath Prof. O. Bütschli für das rege Interesse und die Hilfe, welche er mir durch Rath und That zu Theil werden ließ, sowie auch für die Kontrolle, unter welcher diese Arbeit durchgeführt wurde. Eben so spreche ich Herrn Prof. Schuberg an dieser Stelle meinen Dank aus für seine stets liebenswürdige Unterstützung und seinen freundlichen Rath. Weiter gebührt mein tiefgefühlter Dank den Verwaltungen der biologischen Stationen zu Helgoland und Tatihou, wo ich das Material gesammelt, Experimente angestellt und einen Theil der Untersuchungen durchgeführt habe, wobei mir in liebenswürdigster Weise entgegengekommen wurde.

Heidelberg, im Juli 1900.

Benutzte Litteratur.

1860. L. Agassiz, Contributions to the natural history of the United States of America. III. 1860. Taf. X—XII. 1862. p. 12—51, 128—130.

1865. L. Agassiz, Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. No. II. North American Acalephae. Cambridge.

1891. Gr. Antipa, Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen im Jahre 1889. In: Zool. Jahrbücher. Abth. für System., Geographie und Biologie der Thiere. Bd. VI. 1. Heft. 1891. p. 377. Taf. XVII, XVIII.

1881. J. Clark, Lucernariae and their Allies. A Memoir of the Anatomy and Physiology of Haliclystus auricula and other Lucernarians, with a Discussion of the Relations to other Acalephae, to Beroids and Polyps. In: Smithsonian Contributions to knowledge. Vol. XXIII.

1877. C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschriften der math.-naturw. Klasse der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XXXVIII.

1878. C. Claus, Untersuchungen über Charybdea marsupialis. In: Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. I. p. 221—276.

1886. C. Claus, Über die Klassifikation der Medusen, mit Rücksicht auf die Stellung der sogenannten Peromedusen und der Pericolpiden.

1883. C. Claus, Untersuchungen über die Organisation und die Entwicklung der Medusen.

1890. C. Claus, Über die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen. Wien.

1878. Th. Eimer, Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen.

1887. A. Goette, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 4. Heft. Entwicklungsgeschichte von Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata.

1879. 1880. E. Haeckel, Das System der Medusen.

1881. E. HAECKEL, Monographie der Medusen. II. Theil. Die Tiefsee-Medusen der Challengerreise und der Organismus der Medusen.

1878. O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem der Medusen, monographisch dargestellt. Leipzig.

1879. O. und R. HERTWIG, Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jena.

1895. R. HESSE, Über das Nervensystem und Sinnesorgane von Rhizostoma Cuvieri. Diese Zeitschr. Bd. LX. p. 411.

1863. W. KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seethiere. I. Über die Gattung Lucernaria O. F. Müller. In: Diese Zeitschr. Bd. XII. p. 1—26, Taf. I.

1879. O. KLING, Über Craterolophus tethys. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Lucernarien. In: Morphol. Jahrbuch. Bd. V. p. 141—166.

1876. A. KOROTNEW, Versuch des vergleichenden Studiums der Cölenteraten. In: Berichten der kais. Gesellsch. der Liebhaber der Naturwissenschaft, Anthropologie und Ethnographie. Moskau. Bd. XVIII. 3. Lieferung. Lucernaria und ihre Stellung im System (russisch). Oder:

1876. A. KOROTNEW, Histologie de l'hydre et de la Lucernaire. In: Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome V.

1876_1. A. KOROTNEW, Organes des Sens des Actinies. In: Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome V. 1876. p. 203.

1882. R. v. LENDENFELD, Über Cölenteraten der Südsee. I. Mitth. Cyanea Annascala nov. sp. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. p. 465.

1860. R. LEUCKART, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1859. TROSCHEL's Archiv für Naturgeschichte. 1860.

1897. O. MAAS, Die Medusen. XXI. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIII. No. 1.

1865. AD. MEYER, Über die Reproduktionskraft von Lucernarien. In: Amtlicher Bericht der 40. Vers. deutscher Naturf. 1865 (1866). p. 217.

1850. MILNE EDWARDS, A Monograph of the fossil corals. Part I. London. In: Palaeontographical Society. London 1850.

1846. SARS, Fauna littoralis Norvegiae. 1. Heft. Christiania. p. 20.

1898. TH. SCHAEPPI, Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. In: Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXII. 3./4. Heft. p. 483—546; 547—550.

1891. G. SCHLATER, Die Sinneskolben von Haliclystus auricula var. In: Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.

1890. C. SCHNEIDER, Histologie von Hydra fusca, mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. In: Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXV. p. 321.

1877. O. TASCHENBERG, Anatomie, Histologie und Systematik der Cylicozoa. In: Zeitschr. f. die ges. Naturw. XLIX. Bd. (N. F. Bd. I.) p. 1—104. Oder als Inaugural-Dissertation.

1891. VANHÖFFEN, Die Acalephen der Planktonexpedition. Kiel und Leipzig.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen:

Blau, Nervenepithel;
Gelb, Gallerte.

Dz, Drüsenzellen;
Eg, exumbrellare Gallerte;
En, Entoderm;
Ex.um, Exumbrella;
Gr, Gastralraum;
Gz, Ganglienzellen;
Lm, Längsmuskel;
Zp, Zellplatte.
N.ep, Nervenepithel;
Rm, Randmuskel;
Sb.um, Subumbrella;
Sg, subumbrellare Gallerte;
Sz, Sinneszellen;

Tafel XXII.

Fig. 1. Lucernaria campanulata. Macerirtes Ektoderm der exumbrellaren Körperwand: gewöhnliche Epithelzellen (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *i*, *k*, *l*, *m*, *n*), Ganglienzellen (Gz_1, Gz_2, Gz_3, Gz_4) und Sinneszellen (Sz_1, Sz_2, Sz_3) desselben, wie sie auf Macerationspräparaten erscheinen.

Fig. 2. Lucernaria campanulata. Der Drüsensinnesfleck des exumbrellaren Ektoderms mit Drüsen-, Sinnes-, Ganglien-, Nematocysten- (*Nz*) und gewöhnlichen Epithelzellen, und an denselben angrenzendes kubisches exumbrellares Ektoderm.

Fig. 3. Craterolophus tethys. Ektodermaler, aus bipolaren Ganglienzellen bestehender Nervenplexus der exumbrellaren Körperwand. Rechts liegt in demselben eine tripolare Ganglienzelle.

Fig. 4. Lucernaria campanulata. Eine Sinneszelle (*Sz*), welche zwei gewöhnliche Epithelzellen innervirt. An denselben deutliche Rippen und dunkle Punkte an ihrem basalen Rande. Aus dem exumbrellaren Ektoderm.

Fig. 5. Lucernaria campanulata. Eine Ganglienzelle, welche in fester Verbindung mit einer gewöhnlichen Epithelzelle steht. Aus dem exumbrellaren Ektoderm.

Fig. 6. Lucernaria campanulata. Gewöhnliche Epithelzelle des exumbrellaren Ektoderms mit mehreren Fasern und dunklen Punkten an ihrem basalen Rande.

Fig. 7. Lucernaria campanulata. Gewöhnliche Epithelzelle des exumbrellaren Ektoderms mit einem langen Fortsatz, mit welchem eine Nervenfaser verbunden ist.

Fig. 8. Craterolophus tethys. Zwei gewöhnliche Epithelzellen des exumbrellaren Ektoderms und eine zwischen denselben liegende Sinneszelle.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Lucernaria campanulata. Drüsenepithel (Ektoderm) von dem verdickten Stiele der äußeren Tentakel.

Fig. 2. Haliclystus octoradiatus. Querschnitt aus dem oberen Theil des Armes. In dem Gastralraum liegen Querschnitte durch »Ampullen« (siehe p. 325 und Fig. 7 dieser Tafel).

Fig. 3. Haliclystus octoradiatus. Querschnitt durch die äußerste Spitze des Armes. Der Schnitt hat dieselbe tangential (von der oberen Fläche) getroffen, so dass auf ihm nur das Nervenepithel, welches die Armspitze auskleidet, und zwar dessen Nervenfaserschicht und Nesselkapsellage (in der Mitte der Figur), und die basalen Theile der Tentakelstiele zu sehen sind.

Fig. 4. Haliclystus octoradiatus. Nervenepithel des Armes bei stärkerer Vergrößerung. Die Stelle, von welcher diese Figur abgezeichnet ist, entspricht der Stelle *Ne.p* der Fig. 6 derselben Tafel. *Nl*, Lage der Nesselkapseln; *nf*, Nervenfaserschicht.

Fig. 5. Haliclystus octoradiatus. Das Nervenepithel der Randpapille bei stärkerer Vergrößerung. Dieselbe Stelle wie *Ne.p* der Fig. 8.

Fig. 6. Haliclystus octoradiatus. Querschnitt durch die Spitze des Armes, aus der Region desselben, wo nur Ansatzstellen der Tentakel getroffen werden und wo das Nervenepithel (*N.ep*) besonders stark ausgebildet ist. Auch einzelne Tentakel werden von einander durch ein Nervenepithel getrennt. In zwei auf der Figur unten liegenden Tentakeln, welche der Länge nach getroffen sind, sieht man die Nervenfaserschicht auch in ihren Nesselknöpfen. *T*, Tentakel und Querschnitte durch dieselben.

Fig. 7. Haliclystus octoradiatus. Radiärer Längsschnitt durch den Arm, welcher die vertikale Ausdehnung des Nervenepithels (*N.ep*) und Vertheilung desselben zwischen den Tentakeln zeigt. Außerdem sieht man die Nervenfaserschicht in dem Nesselknopf des längsgetroffenen Tentakels, und das Nervenepithel an seiner Basis (bei *x*). *Gs*, Genitalsäckchen (männliches); *Nb*, auf dem Arm bandförmig verlaufendes Nesselepithel.

Fig. 8. Haliclystus octoradiatus. Radiärer Längsschnitt durch die Randpapille. *Ex.um*, Exumbrella des Bechers; *Sub.um*, Subumbrella des Bechers; *N.ep*, Nervenepithel; *Gr*, Fortsetzung des allgemeinen Gastrovascularraumes in die Randpapille.

Fig. 9*a*. Lucernaria campanulata. Das Sinnesepithel (*S.ep*) um den Ausfuhrgang der Nesselbatterie, welcher tangential getroffen ist; *A*, Ausschnitt in dem subumbrellaren Ektoderm, welcher den Ausfuhrgang andeutet; *Su.e*, Ektoderm der Subumbrella; *N.Be*, Epithel der Wand der Nesselbatterie; *M*, Muskulatur derselben; *Nmz*, Nematocystenzelle, welche den Hohlraum der Nesselbatterie andeutet.

Fig. 9*b*. Lucernaria campanulata. Ein anderer, ebenfalls tangentialer Schnitt von dem Ausfuhrgange derselben Nesselbatterie, wo das subumbrellare Ektoderm (*Su.e*) von der Wand der Nesselbatterie nur durch eine breite Nervenfaserschicht getrennt ist; *A*, Ausschnitt in der Wand der Nesselbatterie, welcher dem Ausfuhrgang entspricht; *NB*, Hohlraum der Nesselbatterie; *S.ep*, Sinnesepithel.

Fig. 10. Lucernaria campanulata. Querschnitt durch das Septum. Beiderseits Radiärtaschen (*Rt*). Unten exumbrellare (*E.g*) Gallerte, oben subumbrellare (*S.g*).

Fig. 11. Haliclystus octoradiatus. Querschnitt durch das Septum. *Rt*, Radiärtaschen; *E.x*, exumbrellare Gallerte; *S.g*, subumbrellare Gallerte.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Lucernaria campanulata. Macerirtes subumbrellares Ektoderm, wie es um die Nesselbatterie (*NB*) auf den Präparaten gefunden worden ist. *a*, *d*, Ganglienzellen; *b*, *c*, Sinneszellen; *e*, Nematocystenzelle; *f*, Stützzellen des Nesselepithels und des Nervenepithels.

Fig. 2. Lucernaria campanulata. Durch Maceration bloßgelegte Ganglienzellen, welche dem subumbrellaren Ektoderm angehören. *nk*, Nesselkapseln.

Fig. 3. Lucernaria campanulata. Durch Maceration isolirte Ektodermzellen der Subumbrella. *a*, *b*, *e*, Nervenzellen des Nervenepithels; *c*, *d*, Stützzellen des Nerven- und Nesselepithels.

Fig. 4. Lucernaria campanulata. Drüsenzellen mit nervösen Fortsätzen aus dem subumbrellaren Ektoderm (vermuthlich).

Fig. 5. Lucernaria campanulata. Gewöhnliche Epithelzelle und Sinneszelle aus dem Entoderm der exumbrellaren Wand.

Fig. 6. Craterolophus tethys. Ektoderm des Tentakelnesselknopfes bei stärkerer Vergrößerung. Aus dem Ektoderm über die Cuticula desselben ragen Spitzen der Sinneszellen (*Szk*). Die Protoplasmaanschwellungen mit dem Kern, welche in dem oberen Theil der Sinneszellen liegen, nehmen desshalb auch den oberen Theil des Ektoderms (*Sz*) ein. Die untere Hälfte der Höhe desselben wird durch die Anschwellungen der Nematocystenzellen gebildet. Die Basis des Ektoderms nimmt die Nervenfaserschicht ein (*nf*), auf welcher und in welcher einzelne Kerne (Ganglienzellen) wahrgenommen werden. Zwischen den Anschwellungen der Sinneszellen Sekret der Drüsenzellen in Form von Kügelchen.

Fig. 7. Craterolophus tethys. Einzelne isolirte Elemente des Tentakelknopfes, bei stärkerer Vergrößerung. a, a_1, a_2, die häufigste Form der Nematocystenzellen; *e*, *b*, Stützzellen (gewöhnliche Ektodermzellen); *c*, Sinneszellen; *d*, die größere Form der Nematocystenzellen.

Fig. 8. Craterolophus tethys. Entodermzellen (*a*, *b*, *c*), des Stielkanals der Tentakel.

Fig. 9. Craterolophus tethys. Drüsenzellen desselben Entoderms.

Fig. 10. Craterolophus tethys. Eine abnorme Nematocystenzelle des Tentakelknopfes mit zwei Nesselkapseln.

Fig. 11. Craterolophus tethys. Zwei Ganglienzellen (*a*, *b*) aus dem Tentakelknopf.

Fig. 12. Craterolophus tethys. Eine Muskelzelle aus dem Stiele des Tentakels mit gekerbtem Rande.

Fig. 13. Craterolophus tethys. Homogen sich färbende, nicht lichtbrechende, Zelle aus dem Tentakelstiele.

Fig. 14. Craterolophus tethys. Macerirte Muskeln (*m*) der Tentakelstiele, mit dazwischen liegenden Ganglienzellen (*a*), Nervenfasern (*nf*) und Ganglienzellen ähnlichen Zellen (*b*).

Fig. 15. Lucernaria campanulata. Epithelmuskelzellen aus dem Mundrohre.

Fig. 16. Lucernaria campanulata. Zellen (*a*, *b*) mit feineren Fortsätzen (Nervenzellen?) aus dem Mundrohre.

Fig. 17. Craterolophus tethys. Epithelmuskelzelle des Tentakelstieles mit einer Anschwellung an der Muskelfaser und davon abgehender feiner Faser (Nervenfaser?).

Fig. 18. Lucernaria campanulata. Ektodermzelle aus der Haftscheibe.

Tafel XXV.

Fig. 1. Craterolophus tethys. Entoderm der exumbrellaren Wand der Radiärtasche mit einer Drüsenzelle. An derselben und um dieselbe feine Fortsätze, welche zu einer Faser (*f*) sich vereinigen.

Fig. 2. Craterolophus tethys. Querschnitt durch den Rand des Bechers (den Randwulst mit dem Randmuskel und die Armbasis *Aw*). *El*, entodermale Gallertlamelle; *Ect.d.Rw*, Ektoderm des Randwulstes; *Ect.d.Aw*, Ektoderm des Armwulstes (Armbasis).

Fig. 3. Haliclystus octoradiatus. Zellplatte an der Basis der Randpapille, welche exumbrellare Gallerte (*Eg*) von der subumbrellaren (*Sg*) und exumbrellares Ektoderm (*Ect.d.Ex*) von dem Ektoderm der Randpapille (*Ect.d.Rp*) trennt.

Fig. 4. Craterolophus tethys. Entoderm der exumbrellaren Wand der Radiärtasche, durch Wirkung der Reagentien von der Gallerte abgehoben. Vom Entoderm dringen Auswüchse in dieselbe hinein, in welchen Drüsenzellen liegen. *f*, Fasern *Dz*, Drüsenzellen.

Fig. 5. Haliclystus octoradiatus. Zellplatte auf dem medianen Längsschnitt durch die Randpapille (vgl. Fig. 8, Taf. XXIII), aus einer Zelle bestehend. *Ect.d.Rp*, Ektoderm der Randpapille; *Ect.d.Ex*, Ektoderm der Exumbrella.

Fig. 6. Lucernaria campanulata. Endigung der Gallertfasern an der entodermalen Fläche der Gallerte.

Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen[1].

Von

Professor **F. Vejdovský**
(Prag).

Mit Tafel XXVI und XXVII und 1 Figur im Text.

Die unter dem Namen der Antennen- und Schalendrüse bekannten Exkretionsorgane der Crustaceen zeichnen sich nach den bisherigen Erfahrungen wesentlich durch denselben Bau aus. In beiden unterscheidet man das sogenannte Endsäckchen und ein schleifenförmig gewundenes Kanälchen, welches letztere durch einen kurzen Ausführungsgang nach außen mündet.

Sowohl das Endsäckchen als das Harnkanälchen beider Drüsen sind durch specifisch histologische Struktur charakterisirt, wobei es nach meiner Ansicht einerlei ist, ob das Lumen des Harnkanälchens inter- oder intracellulär erscheint.

Während nun allgemein und mit Recht die Antennen- und Schalendrüse als Exkretionsorgane angesehen und mit den Nephridien der Annulaten verglichen werden, so entbehrt nach meinen Erfahrungen jeder Begründung die Deutung, nach welcher das Endsäckchen einem modificirten Trichter entsprechen sollte; richtig ist es nur, dass der kurze Ausführungsgang der kontraktilen Endblase des Annulaten-Nephridiums homolog ist.

In der vorliegenden Arbeit beabsichtige ich also den Nachweis zu erbringen, dass das »Harnkanälchen« mit seinem bisher unbekannten Trichterapparate einzig und allein dem Nephridium der Annulaten entspricht. Ferner stellt es sich heraus, dass bei einer solchen Auffassung es nothwendig ist das Endsäckchen als einen abgeschlossenen Theil des Cöloms anzuerkennen, welches in das Nephridium einmündet.

---

[1] Die Präparate zu dieser Mittheilung wurden in einer Sitzung der X. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Graz demonstrirt.

Im Nachfolgenden werde ich das »Endsäckchen« thatsächlich als Cölomsäckchen und das »Harnkanälchen« als Nephridium bezeichnen. Überzeugend für diese Auffassung war für mich das Studium der Antennendrüse einiger Gammariden, von denen ich zu diesem Zwecke einige Niphargus-Arten (*N. puteanus*, *kochianus*, *elegans* etc.), sowie auch den einheimischen *Gammarus pulex* und eine Gammarus-Art aus dem Garschina-See in der Schweiz untersuchte.

1. Die Antennendrüse der Gammariden.

Die Gestalt des Cölomsäckchens von Niphargus unterscheidet sich von dem des Gammarus; bei dem ersteren ist das Cölomsäckchen einfach sackförmig ohne seitliche Ausstülpungen und nimmt den vordersten, seitlichen und unteren Raum des Antennenlappens ein. Bei Gammarus ist zwar die Lage des Cölomsäckchens dieselbe, aber das Säckchen geht in einen Seitenlappen aus, welcher letztere die ganze Basis des aufgetriebenen Basalgliedes der zweiten Antenne einnimmt und dadurch von den Windungen des Nephridiums umgeben ist. Eine nierenförmige Gestalt, wie solche GROBBEN in seiner bekannten Arbeit für *G. marinus* als charakteristisch hervorhebt, gilt gewiss nicht für *G. pulex*, bei welchem auch die Einmündung des Nephridiums in das Cölomsäckchen in derselben Weise stattfindet, wie bei Niphargus, nämlich auf der äußeren Seite des Säckchens und nicht in der Vertiefung zwischen beiden Seitenlappen (»dem Hilus der Niere vergleichbar« — GROBBEN) wie für *G. marinus* angegeben wird.

Was die histologische Struktur des Cölomsäckchens anbelangt, so ist dieselbe schon öfters, namentlich von GROBBEN, CLAUS etc. dargestellt worden. Es besteht aus einem Epithel, »dessen Zellen kuppenförmig in das Innere des Säckchens vorgewölbt sind« (GROBBEN). Die Zellen von Gammarus sind dichter neben einander gestellt und mit einem körnigen Cytoplasma versehen. Die Zellen sitzen einer zarten, aber resistenten Stützmembran an, wie auch von GROBBEN sowohl bei Gammarus als Leucifer sichergestellt wurde. Am genauesten überzeugt man sich von der Existenz dieser Basalmembran an Schnitten durch die Thiere, welche früher ziemlich lange im Alkohol lagen; ihre Gewebe sind mehr oder weniger macerirt, die Epithelzellen des Cölomsäckchens trennen sich von der Basalmembran los und erscheinen in der Cölomhöhle als ungleich große, mit Kernen versehene Gebilde. Die Basalmembran bleibt aber unversehrt in ihrer ursprünglichen Lage.

Das Säckchen ist durch zahlreiche Stützbalken (»Connectivfasern« CLAUS) auf der niedrigen Hypodermis befestigt. Einzelne Epithelzellen des Cölomsäckchens entsenden nämlich ziemlich dicke und resistente Fortsätze, deren Substanz einigermaßen von dem Plasma der Epithelzellen verschieden ist. Sie erscheint fein längsgestreift, ist glänzend und offenbar von zäherer Konsistenz als das eigentliche Cytoplasma.

Dieselben histologischen Verhältnisse gelten auch für das Cölomsäckchen der Niphargus-Arten. Der einzige Unterschied besteht nur darin, dass hier die Wandungen viel flacher erscheinen und verhältnismäßig aus einer kleineren Anzahl der Zellen bestehen. Aut den Schnitten z. B. von *Niphargus kochianus* (Fig. 10 *Co*) erscheint die Wand des Cölomsäckchens als eine bindegewebsartige Membran, so spärlich und weit von einander entfernt erscheinen die Zellkerne und nur unbedeutende Erhebungen über den letzteren weisen auf die ganz flachen Zellen hin.

Der Raum zwischen dem Cölomsäckchen und der Hypodermis stellt die primäre Leibeshöhle oder das Hämocöl vor, in welcher die spärlichen Connectivfasern zwischen der Säckchenwandung und der Hypodermis verlaufen (Figg. 9, 10 *b*). Die Hämolymphe von *Niphargus kochianus* und *puteanus* ist völlig farblos, die von Niphargus aus Pisino in Istrien schwach ockergelb, meist coagulirt; darin begegnet man ziemlich spärlichen Lymphkörperchen von ovaler Gestalt, deren Cytoplasma sich schwach diffus färbt und einen intensiv sich färbenden Kern enthält.

Wenn die dargestellten Verhältnisse des Cölomsäckchens der Gammariden mit den bisher bekannten Strukturen der Crustaceen übereinstimmen, so stellt sich andererseits die Nothwendigkeit heraus, das Harnkanälchen ausführlicher und selbständig zu behandeln, da dieses Organ gerade bei den Gammariden in seinen Komponenten nicht vollständig dargestellt wurde. In seinen sorgfältigen Arbeiten beschreibt GROBBEN das Kanälchen mit gleichmäßig weitem Lumen, mittels welchem es sich in das Cölomsäckchen unmittelbar öffnen soll. Nur bei *Leucifer* erwähnt er einen halsartig eingeschnürten Übergangsabschnitt zwischen dem Säckchen und Kanälchen. Ich fand dagegen bei allen oben erwähnten Gammariden eine Vorrichtung, welche der Aufmerksamkeit meiner Vorgänger völlig entgangen ist. Das Lumen des Kanälchens kommunicirt nämlich nicht unmittelbar mit dem der Cölomhöhle, sondern besitzt einen eigenthümlichen Apparat, welcher sowohl an Quer- als Längsschnitten schon bei mäßigen Vergrößerungen auffallend ist.

An drei nach einander folgenden Längsschnitten durch die betreffende Region der »Antennendrüse« des Niphargus von Gabrovica in Istrien gewahrt man Nachfolgendes:

Der erste Schnitt (Fig. 1) veranschaulicht die weite vordere Höhle des Cölomsäckchens (*Co*), nach hinten das Lumen des Exkretionskanälchens (*N*). Zwischen beiden Höhlungen befindet sich eine auffallende Einschnürung, in welcher der Quere nach eine große Zelle (*a*) sich erstreckt. Im Gegensatze zu den umliegenden Drüsenzellen der Kanälchenwandung, färbt sich das Cytoplasma dieser Zelle intensiv roth und noch mehr die chromatinreichen Körner des länglichen Kernes.

Schon bei mäßigen Vergrößerungen gewahrt man auf der mittleren Zone der Zelle eine feine Querstreifung, welche, wie man sich bei starken Vergrößerungen leicht überzeugen kann, von glänzenden, intensiv roth sich mit Karmin färbenden Fibrillen herrührt, deren Querschnitte thatsächlich an den äußeren Rändern der Zelle deutlich hervortreten (Fig. 1 *m*). Die Zelle selbst entbehrt der Fibrillen und ihr Cytoplasma ist feinkörnig. Wie die nachfolgenden vergleichenden Beobachtungen darthun werden, liegt uns also eine große Zelle vor, an deren Oberfläche ein Fibrillenbündel verläuft, dessen Fortsetzung man auch in den nachfolgenden zwei Schnitten begegnet.

In dem zweiten nächstfolgenden Schnitte (Fig. 2) sieht man nämlich, dass die Cölomhöhle (*Co*) mit dem Lumen des Kanälchens (*N*) durch eine verengte Mündung kommunicirt. Zu beiden Seiten dieser Mündung befinden sich zwei große Zellen (*b*, *c*), welche in die Cölomhöhle lippenartig hineinragen und beide zusammen einen Trichter bilden. Sowohl durch ihre Größe, als dadurch, dass sich ihr Cytoplasma intensiver als die benachbarten Drüsenzellen färbt, sind die Trichterzellen sehr auffallend. In diesem Schnitte ist nur der Kern der linken Zelle getroffen, während der Kern der rechten Zelle erst im nachfolgenden Schnitte erscheint. Diese Kerne sind kuglig, bläschenförmig, mit einem intensiv sich färbenden Kernkörperchen. Zu beiden Seiten der Trichterzellen sieht man nun Querschnitte der Muskelfibrillen (*m*) derselben Beschaffenheit, wie im vorhergehenden Schnitte. Die Größe der Trichterzellen ist so bedeutend, dass man sie auch im dritten Schnitte (Fig. 3, *b*, *c*) und zwar in ihrem ganzen Umfange wiederfindet. Auch hier ragen sie in das Cölom hinein, aber auch nach hinten, in das Lumen des Kanälchens greifen sie lippenartig ein, die Lippen sind aber bedeutend niedriger als in der Cölomhöhle. Die Muskelfibrillen (*m*) erscheinen auf der Oberfläche der Trichterzellen in der vollständigen Entfaltung, offenbar als Fortsetzung der Fibrillen aus dem ersten und zweiten Schnitte.

Aus den beschriebenen Schnitten kann man schon von vornherein ein Totalbild zusammenstellen, aus welchem es sich herausstellen dürfte, dass die Einmündung des Kanälchen in das Cölomsäckchen aus drei Zellen besteht, welche zusammen einen von einem Ringmuskel umgebenen Trichterapparat vorstellen.

Die Querschnitte beweisen nun thatsächlich, dass diese Voraussetzung richtig ist. Zu diesem Zwecke muss man aber absolut quere Schnitte führen, denn bei nur ein wenig schräger Lage des Objektes vermag man die Trichtervorrichtung, bezw. den geschlossenen Muskelring nicht festzustellen. So sieht man auf dem nicht streng vertikal geführten Schnitte durch den Kopf des Niphargus von Pisino (Fig. 9), dass die Zellen des Trichterapparates zwar in einem Dreiecke zusammengestellt und basalwärts von einem Muskelbündel umgeben sind; das letztere reicht aber nur zu den lateralen Trichterzellen, während es auf dem oberen Rande der Zellen weggeschnitten wurde.

Besser gestalten sich die Querschnitte von *Niphargus kochianus* (Fig. 10), wo der Trichter der rechten Seite völlig geschlossen ist, aber auch hier ist der Muskelring nicht sichtbar, indem er sich nur auf die basale Trichterzelle beschränkt. Dagegen zeigt die Abbildung Fig. 11 die typische Gestalt und Struktur des Trichters im Querschnitte durch die linke Kopfseite: Der Ringmuskel umgiebt hier die ganze Peripherie des Trichterapparates (*m*). In denselben Gestalts- und Lageverhältnissen finde ich auch den Trichterapparat von *Niphargus puteanus* und in Fig. 12 sind zwei Trichterzellen von *Niphargus elegans* nach einem schräg geführten Schnitte dargestellt.

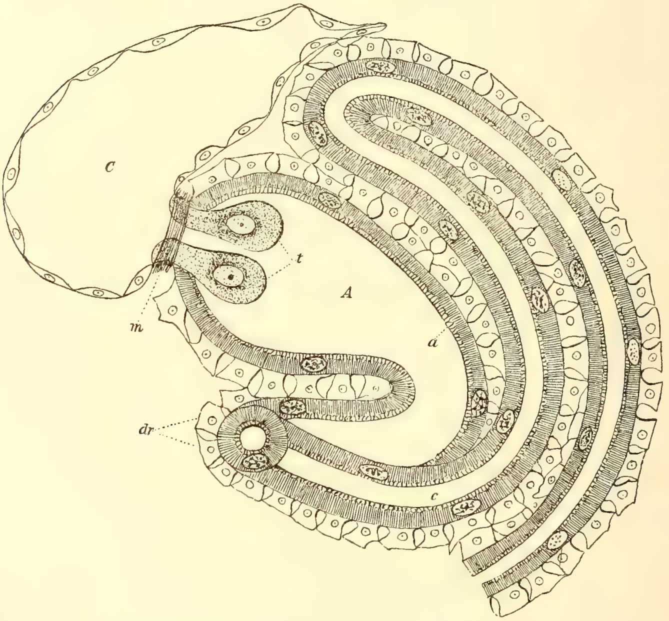
Ganz entsprechende Gestaltsverhältnisse des Trichterapparates finde ich auch bei beiden untersuchten Gammarus-Arten, ja die letzteren sind zur Sicherstellung des Apparates weit günstiger als Niphargus, indem die Trichterzellen ungemein groß sind, so dass man sie bis in fünf nach einander folgenden Schnitten wiederfinden kann. Außerdem empfiehlt sich z. B. *Gammarus pulex* zur Untersuchung der Trichtervorrichtung, da man sich hier sehr verlässlich von der Muskelzelle überzeugen kann, welche die Fibrillen des Muskelringes producirt. Andererseits besteht ein wesentlicher Unterschied in der Lage der Trichterzellen zwischen Gammarus und Niphargus. Bei dem letzteren fanden wir nämlich, dass die Trichterzellen größtentheils in die Cölomhöhle hineinragen, während bei Gammarus umgekehrt die angeschwollenen Trichterzellen tief in das Lumen des Kanälchens eingreifen. Dieser Unterschied ist nun dadurch erklärlich, dass die innere Cölomwandung mehr gegen das Kanälchenlumen vorgewölbt erscheint, in Folge dessen die Trichterzellen hierher verdrängt werden. Wir wollen nun die Verhältnisse bei *Gammarus pulex* eingehender besprechen, wie sie in Figg. 13 und 14 veranschaulicht sind.

Die Abbildung Fig. 13 stellt uns einen Längsschnitt durch die Mündung des Nephridiums (*N*) in das Cölomsäckchen (*Cv*) vor. Zu beiden Seiten der Mündung zwischen beiden Höhlungen sind zwei wahrhaft kolossale Zellen — ihre Höhe misst 0,034 mm — angebracht (*b*, *c*), indem sie stielartig mit der Wand des Cölomsäckchens zusammenhängen und mit dem stark angeschwollenen freien Ende lappenartig in das Lumen des Kanälchens hineinragen. Histologisch weichen sie keinesfalls von den Trichterzellen von Niphargus ab, nur treten hier die Strukturverhältnisse ungemein klar und deutlich hervor. Die Größe der Zellen ermöglicht, dass man sie bereits bei mäßigen Vergrößerungen (z. B. Zeiss C) in Schnittserien wahrnimmt und dass man sie auch in nachfolgenden zwei Schnitten wiederfindet. Erst im vierten, in Fig. 14 reproducirten Schnitt, begegnet man der dritten Trichterzelle (*a*) und einem kräftig entwickelten Ringmuskel (*m*), welcher sich als differenzirter Theil einer großen Zelle (*x*) herausstellt. Diese Muskelzelle ragt mit ihrem plasmatischen Abschnitt, in welchem der Kern aufbewahrt ist, in die Cölomhöhle ein. Durch die Tinktion und die Größe des Kernes erinnert zwar die Muskelzelle an die Trichterzellen, sie ist aber flach, liegt seitlich von der Basis der Trichterzellen, und da sie im Verbande des Cölomepithels gelagert ist, so kann man sie füglich als eine modificirte Epithelzelle des Cölomsäckchens auffassen. Die Differenzirung erfolgte hier in der Weise, dass ein Theil der Zelle sich zu Muskelfibrillen umbildete, während der sarkoplasmatische, den Kern enthaltende Theil die Beschaffenheit der Epithelzelle behält.

Die Fibrillen des Ringmuskels sind durchaus glatt, parallel neben einander verlaufend und an tangentialen Längsschnitten durch Gammarus aus dem Garschina-See belehrt man sich über ihre Anordnung. Überraschend ist dabei, dass die Fibrillen nach der Art der glatten Muskelfasern der Annulaten angeordnet erscheinen; die

Rinde besteht aus Fibrillen, das Innere ist eine homogene Substanz, man hat es hier also mit einem Hirudineenmuskel zu thun.

Das Lumen des Trichterapparates kommunicirt also einerseits mit der Cölomhöhle, andererseits mit dem Nephridialkanale. Der letztere gestaltet sich nun auf seinem ganzen Verlaufe nicht von gleicher Dicke, sondern zerfällt in bestimmte Abschnitte, von denen der unmittelbar hinter dem Cölomsäckchen folgende der auffallendste ist. Man findet zwar an Querschnitten diesen Theil bedeutender angeschwollen als die übrigen Kanälchenwindungen, aber die eigentliche Gestalt des Anfangsabschnittes tritt in seinen Gestaltsverhältnissen am deutlichsten an tangentialen Längsschnitten hervor. In Fig. 18 ist ein solcher tangentialer Schnitt reproducirt. Der Anfangstheil des Nephridiums ist mächtig erweitert und bildet eine Ampulle, in welche der Trichterapparat hineinragt. Nach hinten zu verschmälert sich die Ampulle allmählich und biegt sich nach unten, um in den verengten Theil des Nephridialkanals direkt überzugehen.



Cölomsäckchen und Anfangstheil des Nephridiums von Gammarus pulex (halbschematisch). *C*, Cölomsäckchen; *t*, zwei Trichterzellen; *m*, Ringmuskel; *A*, ampullenartige Erweiterung des Nephridiums; *c*, Kanälchen; *dr*, Drüsenzellen; *a*, Alveolarschicht der Kanälchenzellen.

Diese Gestalt der Ampulle und deren Überganges in den Kanal wiederholt sich regelmäßig in allen mir vorliegenden Schnittserien, so dass man diese Anordnung des Anfangstheiles als eine gesetzmäßige betrachten kann. Das findet man nicht nur bei Gammarus und Niphargus, sondern auch bei Crangonyx, in welchem letzteren ich denselben Trichterapparat, die ampullenartige Erweiterung des Nephridiums und den nachfolgenden verengten Theil desselben neuerdings sichergestellt habe. Im Hinblick auf die Einmündung des Nephridiums in das Cölomsäckchen bei der letztgenannten Gattung berichtige ich also meine frühere Angabe, wonach der verengte Kanaltheil in das Säckchen einmünden sollte.

Über die histologische Struktur der Ampullen- und Kanälchenwandung habe ich zu dem bisher Bekannten manches Neue hinzuzufügen. Auf Quer- und Längsschnitten ist es unmöglich die Grenzen einzelner Zellen zu ermitteln, nur bei der Besichtigung der Wandungen von der Oberfläche kann man wenigstens die Spuren einer Zellumgrenzung mehr oder weniger deutlich wahrnehmen (Fig. 7). Die Gestalt der Kerne dieser großen Zellen ist sehr veränderlich; meist sind die Kerne, namentlich bei Niphargus, amöbenförmig, mit stumpfen Lappen, oder hufeisenförmig, seltener oval oder elliptisch, was man aber nur an Flächenschnitten wahrzunehmen vermag, denn an Quer- und Längsschnitten findet man nur in die Länge gestreckte Kerne.

Dass der Zellinhalt feingestreift ist, kennt man bereits aus den früheren Arbeiten; namentlich bei Gammarus ist diese Struktur leicht sicherzustellen. Schwieriger sieht man dasselbe bei Niphargus, allerdings aber muss man dabei mit dem Konservirungszustande rechnen. Die Streifung rührt von den feinen der Quere nach ziehenden Fibrillen her, die aber so dicht den Zellinhalt ausfüllen, dass man sie nur an sehr dünnen Schnitten wahrnimmt. Die nach dem Lumen des Kanälchens zugekehrte Fläche der Zellen entbehrt dieser Plasmastruktur, dagegen findet man hier eine Reihe größerer Alveolen (Fig. 19 *al*), welche um so auffallender sind, als die Plasmabrücken zwischen je zwei Alveolen sich intensiv sowohl mit Karmin als Hämatoxylin färben und bereits mit schwachen Vergrößerungen wahrnehmbar sind. Die innere Umgrenzung dieser Alveolenschicht existirt eigentlich nicht, indem die großen Alveolen mit den interfibrillären feinen Waben gewissermaßen kommuniciren, so dass der Inhalt der letzteren schließlich in die größeren sich ergießen kann. Die Flächenschnitte durch die Schicht der größeren Alveolen ist in Fig. 20 abgebildet und man sieht hier ein zierliches Netz von beinahe 2 μ breiten Waben. Die Alveolarschicht wurde bekanntlich von GROBBEN als fein durchbohrte Cuticula aufgefasst, während MARCHAL[1] richtig den wahren Sachverhalt erkannt hat.

In meinen meisten Präparaten sehe ich nur die beschriebene Zellenstruktur, in wenigen Fällen erscheint dagegen noch eine mehr oder weniger dickere Lage, welche nach innen die Alveolarschicht bedeckt, hin und wieder unterbrochen ist und stellenweise lappenartig in das Nephridiumlumen hineinragt. Sie besteht aus feinen Körnchen, die sich schwach diffus färben. Nach allen diesen Eigenschaften wird man wohl kaum von einer persistenten Cuticularschicht reden können; vielmehr glaube ich, dass man es hier mit einer durch die Fixirungsmittel erhärteten Flüssigkeit zu thun hat, welche sich im Leben mit den eigentlichen aus der Hämolymphe ausgeschiedenen Uraten vermischt.

Ob nun die bisher in Rede stehende Wandung des Kanälchens selbst die Flüssigkeit secernirt, muss ich dahingestellt bleiben lassen. Für mich persönlich erscheint plausibler, dass die Flüssigkeit einer anderen Quelle ihren Ursprung verdankt. In der Litteratur finde ich keine Erwähnung, dass die Wandungen des Kanälchens auf dem ganzen Verlaufe nach außen mit großen Drüsenzellen besetzt sind. Die Wandungen sind daher nicht nackt und werden in Folge dessen nicht direkt von der Hämolymphe umspült, wie es bei dem Cölomsäckchen der Fall ist. Jede Drüsenzelle sitzt mit breiter Basis an den Nephridialwandungen, zwei Nachbardrüsen berühren sich aber nicht überall, sondern weichen aus einander und bilden auf diese Weise ein Lakunensystem, durch welches die Hämolymphe mit Blutkörperchen strömt. An Schnitten findet man thatsächlich die Blutkörperchen auf der Oberfläche der Drüsenzellen angeklebt (Figg. 4, 8 *k*), oder sie befinden sich in den Lakunen selbst.

Die Drüsenzellen sind auffallend durch mehrere Merkmale. Zunächst ist hervorzuheben, dass sie in die Kategorie der größeren Zellen gehören; man findet zwar unter ihnen auch kleinere Elemente, aber die meisten erreichen wahrhaft kolossale Dimensionen. Die kleinsten und niedrigsten Drüsenzellen finde ich auf dem letzten, nicht selten blasenförmig angeschwollenen Abschnitte des Kanälchens (Fig. 22 *ms*), wo dieselben so zu sagen epithelartig auf der Wandung angeordnet sind (Fig. 9 *ms*). Ferner ist die Gestalt der Drüsenzellen auffallend; die zwischen je zwei Windungen des Kanälchens befindlichen erscheinen an Schnitten als keilförmige, cylindrische, kubische oder vielseitige Gebilde, und wo es der freie Raum erlaubt, laufen sie in seitliche Fortsätze aus, zwischen welchen letzteren größere oder kleinere, runde, ovale oder spaltförmige Lakunen übrigbleiben (Figg. 1, 8, 13 *b*). Drittens sind die Drüsenzellen durch ihre Struktur charakteristisch. Ihr Cytoplasma erscheint bei schwachen Vergrößerungen fast gleichartig, im Karmin diffus rosa, in der Kochenille intensiv roth gefärbt. Dass aber auch hier eine fibrilläre Struktur vorkommt, beweisen die Drüsenzellen von *Gammarus pulex*. Namentlich auf der Basis der Zellen, mittels welcher sie sich an das Epithel des Kanälchens anlegen, sieht man bei starken Vergrößerungen eine feine Längsstreifung, welche mit derjenigen der Kanälchenzellen übereinstimmt (Fig. 19 *ms*, Fig. 21). An der Basis der Drüsenzellen erscheinen auch die mit einer klaren Flüssigkeit gefüllten Alveolen, aus welchen der Inhalt offenbar in die Zellen der Kanälchenwandung und von hier in das Kanälchenlumen durchfiltrirt wird (Fig. 21 *al*). Auf diese Weise betheiligen sich die Drüsenzellen in hervorragender Weise an der Sekretion, deren Folgen sich in dem Inhalte der Ampulle und der übrigen Abschnitte des Nephridiums kundgeben.

---

[1] P. MARCHAL, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Arch. Zool. expérim. (2.) Tome X. 1892.

Vergleicht man nämlich die Exkrete in dem Cölomsäckchen mit denen in dem Nephridium, so gewahrt man einen auffallenden Unterschied zwischen beiden Flüssigkeiten, welche durch die Fixirungsmittel auf den Präparaten allerdings als feste Substanzen erscheinen. Die im Cölomsäckchen befindlichen gestalten sich als Gruppen von tropfenartigen, oder auch fadenförmigen, glänzenden, theilweise diffus sich färbenden Gebilden. Stellenweise findet man einzelne solche Tropfen noch im Zusammenhange mit den Zellen des Cölomsäckchens, so dass es kaum zu bezweifeln ist, dass man es hier mit einem durchfiltrirten Exkrete zu thun habe. In dieser Gestalt gehen wohl die Exkrete aus dem Cölomsäckchen in die Ampulle und weiter in das Kanälchen, wo sie sich offenbar mit den Sekreten der Drüsenzellen mischen, um gewissermaßen verdünnt zu werden. Denn das äußere Aussehen des inneren Inhaltes in den letzterwähnten Abschnitten ist ein anderes als im Cölomsäckchen. Es ist eine coagulirte, feinkörnige, oder homogene Substanz, die in unregelmäßigen Klumpen den Wandungen des Kanälchens aufsitzt.

In allen Fällen ist der Kern der Drüsenzellen kugelförmig mit centralem Kernkörperchen. Man begegnet sehr oft direkten Kerntheilungen, an welchem Vorgange aber der Zellleib selbst nicht Theil nimmt. So erklärt man sich, dass die Drüsenzellen oft mit zwei

Kernen versehen sind, ja bei einem Exemplare von Gammarus aus dem Garschina-See finde ich den größeren Theil der Drüsenzellen zweikernig.

Die Kanälchenwindungen sind mittels Stützbälkchen theils an die Hypodermis aufgehängt, theils sind sie auf dieselbe Weise unter einander verbunden. Es sind dieselben Vorrichtungen, wie bei dem Cölomsäckchen. Einzelne Zellen des Kanälchens laufen in je einen Fortsatz aus, welcher sich andererseits mit den Hypodermiszellen verbindet (Fig. 12 *p*). Auch die inneren Windungen sind mit einander durch ähnliche und zwar kräftige Zellfortsätze verbunden (Fig. 8 *p*).

Der letzte Abschnitt des Antennennephridiums ist zwar öfters von meinen Vorgängern, namentlich von DELLA VALLE abgebildet und beschrieben worden. Nichtsdestoweniger habe ich in Fig. 22 eine neue Abbildung des Endabschnittes nach einem medialen Längsschnitt reproducirt, da hier die histologischen Verhältnisse sehr klar hervortreten. Die Wandungen des verengten Abschnittes des Kanälchens (*n*) bewahren dieselbe streifige Struktur, wie der gewundene Theil des Nephridiums, auch findet man hier dieselben Zellkerne und die äußeren, allerdings sehr niedrigen Drüsenzellen (*ms*), wie dort. Dieses Kanälchen geht nun direkt in eine Anschwellung über, welche sich schließlich verengt und am Ende des Kegels nach außen mündet. Die Struktur dieses Ausführungsabschnittes (*cd*) ist eine andere als die des Nephridialkanälchens; seine Wandungen bestehen aus einem kubischen Epithel, welches strukturell mit der Hypodermis (*hp*) übereinstimmt und beweist, dass dieser Abschnitt nur durch die Einstülpung der letzteren zu Stande kam.

2. Die Schalendrüse der Isopoden.

Ich schließe mich der allgemein angenommenen Auffassung an, dass die »Antennen- und Schalendrüse« serial homologe Organe vorstellen, versuche aber noch den Nachweis zu erbringen, dass das Schalennephridium gleichfalls mit einem specialisirten Trichterapparate in das Cölomsäckchen einmündet. Zwar stand mir zur Lösung dieser Frage bisher kein günstiges Material zu Gebote, um mich auf den Schnittserien von dem Vorhandensein des in Rede stehenden Organs zu überzeugen. Dagegen wurde mir ermöglicht, die Präparate einiger Isopoden zu besichtigen, welche BOHUMIL NĚMEC in meinem Institute als Belege zu seiner eingehenden Arbeit[1] über Isopoden hergestellt hat. Diese schon vor mehreren Jahren verfertigten Präparate sind noch ziemlich gut erhalten und lieferten mir Gelegenheit, die feineren Strukturverhältnisse der »Schalendrüsen« zu revidiren. NĚMEC hat mir zu diesem Zwecke zwei Querschnittserien von *Ligidium agile* und *Titanethes albus* vorgelegt, in denen ich zu meiner Überraschung dieselben Verhältnisse der Trichtervorrichtungen in den Schalendrüsen erkannt habe.

---

[1] BOHUMIL NĚMEC, Studie o Isopodech. I. Věstník král. spol. nauk. 1895. — II. Ibid. 1896. (Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss. 1895, 1896. Mit deutschem Résumé.)

In Fig. 15 und 16 sind zwei hinter einander folgende Querschnitte durch die Schalendrüse von *Ligidium agile* reproducirt (Vergröß. ZEISS, hom. Imm. 1/12). Nach NĚMEC (l. c.) ist die Drüse bei der genannten Gattung von allen Oniscodeen am mächtigsten entwickelt und sind deren Komponenten, »das Endsäckchen und der vielfach gewundene Kanal« typisch gebaut, welche Angabe durch die angezogenen Abbildungen Figg. 15 und 16 bestätigt wird.

In beiden Abbildungen sieht man nun, dass die Kommunikation zwischen dem Cölomsäckchen (*Co*) und dem Kanälchen (*N*) durch eine eingeschnürte Mündung stattfindet, in welcher drei große Zellen stecken. In Fig. 16 ist nur eine von den Zellen getroffen (*c*); sie ragt mehr in das Kanälchenlumen hinein, verengt sich keilförmig gegen die Mündung, welche durch einen kräftig entwickelten, aus glänzenden Fibrillen bestehenden Muskelring (*m*) zusammengezogen erscheint. In dem nächstfolgenden Schnitt (Fig. 15) sind sämmtliche drei Zellen getroffen, die aus dem ersten Schnitt natürlich nur theilweise (*c*); die übrigen zwei Trichterzellen ragen zungenförmig in das Kanälchenlumen hinein, so dass der Trichter sich eher in das Kanälchen als in das Cölom öffnet. Bei der starken Kontraktion des Ringmuskels sieht man in der Abbildung keinen Verbindungsgang zwischen dem Cölom und dem Kanälchen. Eben so schwierig ist es den sarkoplasmatischen Theil und den Kern der Muskelzelle nachzuweisen.

Sonst aber, sowohl durch die mikrochemische Beschaffenheit des Cytoplasma, als durch die Lage stimmen die beschriebenen drei Zellen vollständig mit dem Trichterapparat des antennalen Nephridiums überein.

Ungemein überzeugend tritt die Trichtervorrichtung zwischen dem Cölom und Kanälchen bei *Titanethes* hervor. Das Cölomsäckchen zeichnet sich hier durch zwei Eigenthümlichkeiten aus; erstens sind seine Zellen mit braunen Konkretionen überfüllt, welcher Umstand auf die exkretorische Funktion des Cölomepithels hinweist (vgl. Fig. 15 *Cv*). Das Säckchen ist verhältnismäßig sehr umfangreich, indem man es durch die ganze Schnittserie der Schalendrüse verfolgen kann. Auf der inneren, d. h. gegen die Medianlinie des Körpers gerichteten Seite verengt sich das Säckchen halsartig, um in das Nephridium überzugehen.

Das letztere beginnt wieder mit dem bekannten Trichterapparate. Die Trichterzellen sind ebenfalls keilförmig und mit dem angeschwollenen Ende ragen sie lippenartig in das Lumen des Kanälchens hinein. In meiner Abbildung (Fig. 17) sind zwei gleichgestaltete Zellen veranschaulicht, wie man sie an einem Schnitt findet. Da aber letzterer ein wenig dick ist, so kann ich die Zahl der Trichterzellen nicht bestimmt angeben; bei der höheren Einstellung sehe ich noch eine Zelle zwischen beiden abgebildeten, bei der niedrigeren Einstellung scheint es dagegen, dass noch eine vierte Zelle vorhanden ist. Danach würde der Trichterapparat aus vier Zellen bestehen, was aber für die morphologische Bedeutung des Gebildes kaum von Belang ist, zumal man verschiedene Zellenanzahl auch anderswo in den Trichtern, z. B. der Oligochäten und Hirudineen, findet. Allerdings aber muss man künftig in günstiger hergestellten Schnittserien von Titanethes die Zahl der Trichterzellen definitiv feststellen. Der Muskelring (Fig. 17 *m*) ist bei den genannten Isopoden übereinstimmend wie bei dem Antennennephridium entwickelt.

Nach den angeführten Beispielen ist es sicher, dass die Schalendrüse, oder besser, das zweite Nephridium der Isopoden nach demselben Typus wie das Antennennephridium gebaut ist. Der einzige Unterschied zwischen dem Antennennephridium der Gammariden und dem zweiten Nephridium der Isopoden — (das erste, oder Antennennephridium ist hier nach CLAUS und NĚMEC nur rudimentär) — besteht darin, dass das Nephridialkanälchen jener großen Drüsenzellen entbehrt. Anstatt dessen ist hier eine bindegewebige Umhüllung vorhanden, entsprechend dem Peritoneum, mit welchem die Nephridien der Annulaten bedeckt erscheinen.

3. Über die Antennen- und Schalendrüse der Decapoden.

Das Vorhandensein eines modificirten Trichterapparates in den Exkretionsorganen des erwähnten Arthrostraken war für mich allzu anziehend, als dass ich mich von dessen Existenz auch bei anderen Vertretern der Crustaceen nicht überzeugen möchte. Leider aber vermag ich aus eigener Erfahrung in dieser Beziehung nichts Bestimmtes anzugeben. Die Hoffnungen, entsprechende Vorrichtungen auch bei Mysis finden zu müssen, erfüllten sich nicht, da hier das Cölomsäckchen und dessen Verbindung mit dem Nephridium sich als sehr ungünstig für die Ermittelung des Sachverhaltes erweist. Eben so war es mit einem Vertreter der Decapoden, nämlich mit *Virbius varians*, wo die Kleinheit des Cölomsäckchens nicht gestattet, sich an Schnittserien über dessen Kommunikation mit dem Nephridium verlässlich zu überzeugen.

Trotzdem glaube ich, dass die künftigen allseitigen Forschungen über die Nephridien der Decapoden etc. entsprechende Vorrichtungen, wie bei den Amphi- und Isopoden nachweisen werden. In dieser Hoffnung bekräftigen mich namentlich die Abbildungen und spärlichen Angaben, welche E. J. ALLEN über die Antennen- und Schalendrüse von *Palaemonetes varians* veröffentlicht hat[1]. In seiner Fig. 1 bildet der genannte Autor einen horizontalen Längsschnitt durch eine drei oder vier Tage alte Larve von Palaemonetes ab, in welchem das Cölomsäckchen mittels zweier großer Zellen in den Nephridialsack einmündet. Durch diese zwei Zellen erscheint die Mündung sehr verengt. Obwohl nun ALLEN diese Thatsache nicht näher bespricht, so bin ich doch überzeugt, dass es sich hier um eine Trichtervorrichtung handelt und dass die künftigen Untersuchungen diese meine Vermuthung bestätigen werden.

Verlässlichere Angaben theilt ALLEN über die Schalendrüse von Palaemonetes mit, welche er mit einigen, leider bei schwachen Vergrößerungen reproducirten Abbildungen begleitet (l. c. Fig. 6 *es*, Fig. 8 *es*). Man sieht hier in der Mündung zwei größere in das Lumen des Kanälchens hineinragende Zellen, die sowohl in der Gestalt als Lage an die Trichterzellen der Isopoden erinnern. ALLEN äußert sich darüber folgendermaßen: »It will be observed, however, that in all my figures the cavity of the end-sac is not in free communication with that of the tube, the entrance from the one to the other being guarded by certain elongated cells of the end-sac which project into the lumen of the tube. Two such cells appear in each section. This arrangement of cells is invariably found at the point where the end-sac joins the tube, and appears to constitute a valve prevent it from returning in the opposite direction.«

Allgemeines.

1. Physiologie der Exkretion durch das Antennen-Nephridium.

Die Hämolymphe dringt mit den Lymphocyten in das Hämocöl ein. Bei der Betrachtung der durchsichtigen Exemplare von Niphargus und Crangonyx kann man sich leicht überzeugen, dass die aus der unteren Antenne zurückkehrende Hämolymphe größtentheils in die erwähnte Lakune strömt und zwar geht der Strom auf der Peripherie des Nephridiums direkt in das Hämocöl. Auf den Schnitten z. B. durch den Niphargus von Pisino (Fig. 9) sieht man die koagulirte röthliche Flüssigkeit mit Lymphkörperchen in der pericölomatischen Lakune; in keinem anderen Theile der Leibeshöhle findet man so starke Anstauung der Lymphflüssigkeit, wie gerade hier[1]. Man nimmt also mit Recht an, dass in dem Hämocöl der unteren Antennen die Beseitigung der Exkretionssubstanzen aus der Hämolymphe und eine Diffundirung derselben durch die Zellen des Cölomsäckchens stattfindet. Aus denselben Gründen muss man auch annehmen, dass das Cölomsäckchen der Schalendrüse dieselbe Fähigkeit besitzt, wie es thatsächlich die oben erwähnten, dicht in den Zellen angehäuften braunen Konkretionen bei Titanethes beweisen. Aber in dem Cölomsäckchen selbst vermag man niemals feste Exkretionspartikel anzutreffen; die hier vorhandene, oben erwähnte Substanz ist eine offenbar zähflüssige, an Präparaten tropfen- und fadenförmig erscheinende Masse, die kaum fähig ist aktiv in das Nephridium überzugehen. Zur weiteren Beförderung des Exkretes in das Nephridium muss daher der Trichterapparat behilflich sein, wobei dessen Ringmuskel die Hauptfunktion spielt. Ich stelle mir den Vorgang so vor, dass sich bei der Füllung des Cölomsäckchens die Trichtermündung erweitert und durch die darauf folgende plötzliche Kontraktion des Ringmuskels ein Quantum der Exkrete in das Nephridium aufgesaugt wird. Mit Recht nimmt Allen an, dass die großen Trichterzellen als Klappen zur völligen Verschließung der Mündung dienen, so dass der Inhalt aus dem Nephridium in das Cölomsäckchen nicht zurückkehren kann.

---

[1] EDGAR J. ALLEN, Nephridia and Body-cavity of some Decapod Crustacea. Quart. microsc. Journal. Vol. XXXIV. 1893. p. 403–426. 3 Taf.

---

[1] In einer anderen unlängst erschienenen Arbeit berichte ich über die Parasiten des Gammarus aus dem Garschina-See in der Schweiz. Unter diesen ist bemerkenswerth namentlich eine Bakteriumart, die hier in der Hämolymphe, ihre Keime aber noch in den cystenartigen Schläuchen zu Tausenden parasitisch leben. Dazu gesellen sich zahlreiche Opalinen und deren Keime. Sämmtliche Parasiten sammeln sich nun vermittels des Stromes der Hämolymphe in den Lakunen auf der Peripherie der Nephridien und verstopfen sie so zu sagen vollständig. Die erwachsenen Bakterien sondern dann eine schleimartige Umhüllung ab, auf welcher man noch zahlreiche Opalinenkeime angeklebt findet (vgl. Fig. 23). In Fig. 24 ist in der Lakune ein Leukocyt abgebildet, in dessen Cytoplasma mehrere Bakterien unversehrt eingeschlossen erscheinen (vgl. Vejdovský, Bemerk. über Bau und Entwicklung der Bakterien. Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. II. Abth. 1900).

2. Morphologischer Werth.

Die verschiedenen Ansichten über die morphologische Bedeutung der Antennen- und Schalendrüse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1) Nach der einen Auffassung (Weismann, Claus, Grobben etc.) stellt die Drüse ein einheitliches Organ vor, in welchem »das Endsäckchen« mit dem Glomerulus der Vertebratenniere und »das Harnkanälchen« mit den Tubuli contorti verglichen wird. Weldon[1] hat sich dieser Ansicht angeschlossen, indem er den Glomerulus als Endigung eines blinden Auswuchses der Nephridialwandung betrachtet, das Nephridium selbst aber noch mit einer weiten Leibeshöhle (»nephroperitoneal sac«) kommuniciren lässt.

2) Nach der zweiten Ansicht betrachtet man das Cölomsäckchen als theilweise homolog mit dem Trichter des Annulaten-Nephridiums (Waite[2]).

3) Lankester[3] vergleicht dagegen den »end-sac« der Crustaceen mit einem Raume der Limulus-Embryonen, in welchen sich das Nephridium öffnet, und vermuthet, dass dieses Säckchen ein reducirtes Cölom vorstellt. Ähnliches hat auch A. Sedgwick[4] bei Peripatus gefunden, wo jedes Nephridium in ein Cölomsäckchen einmündet.

Diese dritte, gewiss die richtigste Auffassung hat die verbreitetste Anerkennung gefunden und ist durch die vorliegende Darstellung der Komponenten des Antennen- und Schalennephridiums der Amphipoden und Isopoden, sowie derselben Organe der Decapoden bekräftigt worden. Die Exkretionsorgane der Crustaceen stellen phylogenetisch sehr alte, von den Stammformen der Krebse überkommene Organe vor und sind den Nephridien der Annulaten homolog. Die Beweise für diese Auffassung kann man übersichtlich in zwei Richtungen führen, nämlich vom vergleichend anatomischen und zweitens vom embryologischen Gesichtspunkte.

1) Das Cölom der Annulaten kommunicirt durch einen Trichter-

---

[1] Weldon, The coelom and Nephridia of Palaemon serratus. Journ. marine biolog. Associat. New Series. Vol. I. 1889. p. 162—168. — The renal organs of certain Decapod Crustacea. Quart. micr. Journ. Vol. XXXII. p. 279—291. 1891.

[2] Fr. C. Waite, The struct. and development of the antennal Glands in Homarus americanus. Bull. Mus. comp. Zoology at Harvard Coll. Vol. XXXV. No. 7. With 6 Pl. p. 151—209. 1899.

[3] Lankester, Quart. micr. Journn. Vol. XXV. 1885.

[4] A. Sedgwick, The development of the Cape Species of Peripatus. Ibid. Vol. XXV—XXVIII. 1885—1888.

apparat mit dem Nephridium, welches aus einem mehr oder weniger gewundenen Kanal besteht und mittels eines epiblastischen Endstückes (kontraktile Endblase) nach außen mündet. Dieselben Verhältnisse findet man auch bei den Crustaceen. Das im Hämocöl, d. h. in der primitiven Leibeshöhle liegende Säckchen ist als rudimentäres Cölom aufzufassen; seine Wandungen differenzirten sich weder zu Muskelfasern, noch zu einer Peritonealschicht, sondern sind in der ursprünglichen einfachen Anlage geblieben, um eine specifische, exkretorische Funktion zu übernehmen. Das Cölomsäckchen öffnet sich hier wie dort durch einen Trichterapparat in das gewundene Kanälchen und der kurze hypodermale Endabschnitt entspricht demselben Bestandtheile des Annulaten-Nephridiums. Sogar die ampullenartige Erweiterung auf dem Anfangstheile des Nephridiums der Gammariden wiederholt sich bei den Annulaten unmittelbar hinter dem Wimpertrichter. Auch die längst bekannte peritoneale Umhüllung der Segmentalorgane der Annulaten entspricht der äußeren Drüsenschicht auf dem gewundenen Kanale der Amphipoden, sowie der niedrigen bindegewebigen Hülle des Schalennephridiums der Isopoden. Kurzum, vom vergleichend-anatomischen Standpunkte giebt es keinen Unterschied zwischen den Exkretionsorganen der Annulaten und Crustaceen.

Der Trichterapparat des Crustaceen-Nephridiums weicht allerdings in hohem Maße von dem der Annulaten ab, erstens durch die geringe Zahl der Zellen und zweitens durch den Mangel an Bewimperung und das Vorhandensein eines Ringmuskels. Aber diese Modifikationen sind gewissermaßen durch einen Funktionswechsel in der Entleerung der zähflüssigen Exkretionsprodukte aus dem Cölomsäckchen veranlasst worden. Aus dem »normalen« Annulatentrichter kam ein dreizelliger, durch den Ringmuskel beeinflusster Klappenapparat zu Stande. Das Vorhandensein der Trichtervorrichtung am Crustaceen-Nephridium bekämpft zur Genüge die Anschauung, dass das Cölomsäckchen der Antennen- und Schalendrüse dem Wimpertrichter des Annulaten-Nephridiums homolog sei.

Für die morphologische Auffassung des Trichterapparates betrachte ich als wichtig die Frage zu erörtern, ob die Trichterzellen genetisch als modificirte Gebilde des Cölomepithels oder der Kanälchenwandung zu deuten sind. Die Entscheidung dieser Frage ist vom anatomischen Standpunkte aus ziemlich schwierig, zumal auf den Quer- und Längsschnitten die Trichterzellen einmal (bei Niphargus) mehr in die Cölomhöhle, ein ander Mal wieder (bei Gammarus, Isopoden und Palaemonetes) tief in das Kanälchenlumen hineinragen. Im ersten Falle könnte man sie als Bestandtheile der Kanälchenwandung, im zweiten Falle wieder als cölomatischer Herkunft betrachten. Vor der Hand neige ich mich der letzten Auffassung zu, dass die Trichterzellen vergrößerte Elemente der Cölomwandung vorstellen, und zwar aus diesen Gründen: Erstens erweisen sie sich als direkte Fortsetzung des niedrigen Cölomepithels, dessen Elemente in der Kanälchenmündung zu großen Zellen herangewachsen sind. Zweitens wird diese Ansicht durch die mikrochemische Behandlung unterstützt; mit Heidenhain'schem Eisen-Hämatoxylin behandelt, färbt sich das Cytoplasma der Trichterzellen eben so tief schwarz, wie die niedrigen Zellen des Cölomepithels, während gleichzeitig die Zellen der Kanälchenwandung mit diesem Färbemittel nur unbedeutend gefärbt erscheinen. Schließlich entbehrt der Trichterapparat jener mesoblastischen Umhüllung, welche die Wandungen des Kanälchens in der Gestalt großer Drüsen begleitet.

2) Die definitive Entscheidung dieser Frage muss man allerdings der ontogenetischen Untersuchung überlassen. Was man aber bisher von der Bildungsweise des Crustaceen-Nephridiums kennt, weist darauf hin, dass es zweierlei Quellen seinen Ursprung verdankt. In dieser Beziehung liegen bereits mehrere Angaben vor, von welchen die in der allerletzten Zeit veröffentlichten die verlässlichsten zu sein scheinen. Aus diesen geht fast übereinstimmend hervor, dass das Nephridialkanälchen aus dem Epiblaste entsteht, während das Cölomsäckchen unabhängig von dem letzteren als eine selbständige mesoblastische Anlage zu Stande kommt. Während nach den älteren Mittheilungen von Reichenbach[1] und Ishikawa[2] die ganze Antennendrüse (wobei auch das Cölomsäckchen gemeint wird) in dem Epiblaste ihren Ursprung haben soll, beweisen die letzten sorgfältigen Arbeiten von Bučinsky[3] und Waite[4], dass die Anlagen des Cölomsäckchens und Nephridiums folgendermaßen vor sich gehen:

---

[1] Reichenbach, Studien zur Entwicklung des Flusskrebses. Abhandlungen Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Bd. XIV. 1. Heft. p. 1—137. 1886.

[2] C. Ishikawa, On the development of a Freshwater Macrourous Crustacean, Atyephyra compressa De Haan. Quart. micr. Journ. Vol. XXV. p. 391—428. 1885.

[3] Bučinsky, Наблуденя надъ ембріоналнымъ развитіемъ Malacostraca. Часть II. Ембріоналное развитіе Gebia litoralis. Записки новороссійскаго Общества. Tome XIX. Одесса 1895.

[4] Fr. C. Waite, The structure and development of the antennal Glands in Homarus americanus Milne Edw. Bull. comp. Zool. Harvard College. Vol. XXXV. p. 188—210. 1899.

Bei Gebia entsteht nach Bučinsky die Drüse aus einem inneren mesoblastischen und einem epiblastischen Theile, und diese Bildung findet schon zur Zeit statt, wo der Mesoblast noch nicht regelmäßig vertheilt ist, d. h. seine Zellen ohne jede deutliche Anordnung zerstreut erscheinen. — Bei einer Cumacee (*Iphinoe*) fand Bučinsky eine epiblastische Einstülpung, deren inneres Ende von einer Anhäufung der Mesoblastzellen umgeben ist. Nach Waite bildet sich der »end-sac« aus dem Mesoblast und erscheint zuerst als eine oder zwei differenzirte Zellen, aus deren Theilung ein solides Syncytium zu Stande kommt. Durch die vorgehende Bildung der Vacuolen entsteht eine innere intercelluläre Höhle. Mit dieser Anlage, welche Waite wohl mit Unrecht als theilweise homolog mit dem Trichter des Annulaten-Nephridiums vergleicht, verbindet sich eine epiblastische Einstülpung, deren Lumen zum permanenten Gange der Drüse wird. Die Kommunikation zwischen dem »end-sac« und »Labyrinth« findet erst sehr spät statt (nach 273—303 Tagen).

Was die Schalendrüse anbelangt, so ist nach den bisherigen Angaben ihre Entstehung dieselbe wie bei der Antennendrüse. Auch sie bildet sich aus zwei Quellen, die mesoblastische Anlage dient zur Bildung des Cölomsäckchens, die epiblastische stellt das Kanälchen vor.

Das Endstück des Antennen-Nephridiums entsteht gewiss sehr spät durch die abermalige Einstülpung der fertigen Hypodermis.

Ein Vergleich dieser Nephridienbildung bei Crustaceen mit der der Annulaten ist derzeit nicht möglich; während man nämlich früher die doppelte Anlage der Exkretionsorgane bei der letztgenannten Thiergruppe annahm, so nämlich, dass der Wimpertrichter unabhängig von der eigentlichen Anlage des Kanälchens entsteht, behauptet neuerdings R. S. Bergh[1] zu wiederholten Malen, dass der »Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt sich aus einer einheitlichen Anlage herausdifferenzire«. Zwar habe ich[2] schon das Eine widerlegt, dass nämlich der »Endabschnitt«, d. h. die kontraktile Endblase nicht von einer einheitlichen Anlage, sondern von einer sekundären Einstülpung der Hypodermis stammt; das Wichtigste aber, die ersten Anfänge der Trichter- und Schlingenbildung, bedarf einer eingehenden Nachuntersuchung.

---

[1] R. S. Bergh, Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. p. 435—449. 1899.

[2] F. Vejdovský, Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. Ibid. Bd. LXVII. p. 247—254. 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung:

a, *b*, *c*, Zellen des Trichters;
al, Alveolarschicht des Nephridiums;
Amp, Ampulle des Nephridiums;
Cv, Cölomsäckchen;
ed, Epithel des Endstückes;
hp, Hypodermis;
K, Blutkörperchen;
l, Lakunen;
m, Muskelring;
ms, Drüsenzellen;
N, Nephridium;
n, Corticalplasma des Nephridiums;
p, Stützbälkchen;
x, Myoblast.

Tafel XXVI und XXVII.

Figg. 1—3. Drei nach einander folgende Horizontalschnitte durch den Anfangstheil des Antennennephridiums von Niphargus aus Gabrovica. Vergrößerung Zeiss, Apochr. 3 mm. Oc. 4.

Fig. 4. Drüsenzellen zwischen zwei Kanälchenwindungen. In der Lakune ein Lymphkörperchen *K*. Dieselbe Art und Vergrößerung.

Figg. 5, 6. In Theilung begriffene Kerne in den Drüsenzellen.

Fig. 7. Flächenschnitt durch die Wandung des Nephridiums.

Fig. 8. Querschnitt durch drei Kanälchenwindungen (*N*) mit Drüsenzellen (*ms*) und Lakunen (*l*). Dieselbe Art und Vergrößerung.

Fig. 9. Querschnitt durch das Cölomsäckchen (*Cv*), Trichterapparat (*a*, *b*, *c*) und eine Kanälchenwindung (*C*) von Niphargus aus Pisino (Istrien). Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 10. Querschnitt durch das Cölomsäckchen (*Cv*), Trichterapparat (*a*, *b*, *c*) und Ampulle des Nephridiums von *Niphargus kochianus.*

Fig. 11. Querschnitt durch den Trichterapparat derselben Art.

Fig. 12. Schräger Schnitt durch den Trichterapparat von *Niphargus elegans.*

Fig. 13. Horizontaler Längsschnitt durch den Anfangstheil des Nephridiums von *Gammarus pulex.* Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 14. Nachfolgender Schnitt.

Fig. 15. Querschnitt durch den Anfangstheil des Schalennephridiums von *Ligidium agile.*

Fig. 16. Der nachfolgende Schnitt.

Fig. 17. Querschnitt durch das Cölomsäckchen und den Anfangstheil des Schalennephridiums von *Titanethes albus.*

Fig. 18. Tangentialer Längsschnitt durch das Cölomsäckchen, den Trichterapparat und die ampullenartige Erweiterung des Antennennephridiums von *Gammarus pulex.*

Fig. 19. Stück der Nephridiumwandung mit einer Drüse derselben Art.

Fig. 20. Alveolarschicht der Nephridiumwandung von der Fläche betrachtet.

Fig. 21. Basaltheil einer Drüsenzelle mit Alveolen (*al*).

Fig. 22. Das hypodermale Endstück des Nephridiums von *Gammarus pulex.*

Fig. 23. Lakunen zwischen den Drüsenzellen des Nephridiums mit Bakterien und Keimen einer Opalina gefüllt.

Fig. 24. Leukocyt mit Bakterien beladen in der Blutlakune. Vergrößerung Zeiss, hom. Imm. Comp. Oc. 4.

Untersuchungen über Hämosporidien.

I. Ein Beitrag zur Kenntnis des Genus Haemogregarina Danilewsky.

Von

Carl Börner, stud. rer. nat.
aus Bremen.

(Aus dem zoologischen Institut zu Marburg in Hessen.)

Mit Tafel XXVIII.

Einleitung und Präparationsverfahren.

Bis vor kurzer Zeit konnten als Verbreitungsgebiet der Gattung Haemogregarina Dan., wenn man die von Kruse entdeckte Haemogregarina magna (Gr. et Fel.) aus dem Blute von Rana esculenta L. nicht in Anrechnung bringt, nur drei Ordnungen der Reptilien aufgeführt werden, die Chelonia, Sauria und Ophidia, und zwar sind nach den Angaben von Labbé im Thierreich (99) von Cheloniden drei Gattungen in zusammen drei Arten, von Sauriern eine Gattung in zwei Arten, und von Ophidiern vier Gattungen in vier Arten mit Hämogregarinen inficirt gefunden worden. Wir sehen, dass die Zahl der auf Blutparasiten untersuchten Gattungen und Arten gegen die der bekannten Kriechthiere ganz verschwindet, und selbst viele heimische (europäische) Reptilien sind augenscheinlich noch nicht näher auf diesen Punkt hin geprüft. Freilich dürfen wir nach unseren augenblicklichen Kenntnissen wohl sagen, dass die Hämogregarinen in großer Gleichförmigkeit in den verschiedenen Wirthsthieren auftreten, so dass die einzelnen Formen vielfach nur schwer von einander zu unterscheiden sind, dennoch würde eine genaue Musterung zahlreicher Vertreter der einzelnen Reptilienklassen, die in gewissem Umfange nicht schwer durchzuführen sein dürfte, nothwendig sein, um uns einen Überblick über die geographische Verbreitung sowohl, wie auch über die Vertheilung der Hämosporidien innerhalb der genannten Ordnung zu verschaffen.

Von einem solchen Gesichtspunkte ausgehend untersuchte ich im November vergangenen Jahres (1899) das Blut eines Krokodils (Crocodilus frontatus Murr.), das ich in Marburg gelegentlich aus einer Menagerie erhalten hatte. Meine Vermuthung, hier vielleicht Blutparasiten aus der Gruppe der Hämosporidien zu finden, wurde durch die Präparate bestätigt. Angeregt durch diesen Fund wandte ich mich während meines Ferienaufenthaltes in Bremen an den Direktor des städtischen Museums, Herrn Prof. Dr. SCHAUINSLAND, der die Liebenswürdigkeit hatte, mir die lebenden Alligatoren, die daselbst in einem kleinen Terrarium gehalten werden, zwecks Untersuchung zur Verfügung zu stellen. Ich war nun in der glücklichen Lage, in dem Blute eines der neun Alligatoren einen Parasiten aufzufinden, der mit jenem aus dem Blute von Crocodilus frontatus eine auffallende Ähnlichkeit zeigt, und auf Grund einer eingehenden Vergleichung bin ich zu dem Resultat gekommen, dass es sich in beiden Fällen um ein und dieselbe Species handelt, die ihrerseits aber von den bisher beschriebenen Formen des Genus Haemogregarina als neue Art zu unterscheiden ist.

Zugleich fand ich im Bremer Museum Gelegenheit, das Blut einiger Schildkröten auf die Anwesenheit von Hämosporidien zu prüfen. Dabei fand ich in zwei Schildkröten (in einer Platemys spec. und einer nordamerikanischen, als Clemmys elegans bestimmten Schildkröte) Hämogregarinen, deren genaue Untersuchung ebenfalls Artunterschiede von der verwandten Haemogregarina stepanowi Dan. ergab. Schließlich gelang es mir noch, während einer im Frühjahr unternommenen Reise nach Sicilien, in dem Blute einer Coluber aesculapii Sturm. einen gleichfalls zum selben Genus gehörigen, wahrscheinlich eine neue Art repräsentirenden Blutparasiten zu konstatiren.

Die Arbeit wurde im hiesigen Zoologischen Institute ausgeführt, und ich spreche Herrn Professor Dr. KORSCHELT für seine freundlichen Unterweisungen meinen aufrichtigen Dank aus, eben so wie ich Herrn Professor Dr. SCHAUINSLAND für das mir durch die oben erwähnte Überlassung des lebenden Matrials bewiesene Wohlwollen zu besonderem Dank verpflichtet bin.

Die Untersuchung wurde vorzugsweise an fixirten und gefärbten Präparaten vorgenommen, doch zur Kontrolle und Ergänzung auch das lebende Objekt studirt. Leider war es mir bisher durch Ausarbeitung einer Vitalfärbung nicht möglich, die Gefahren zu umgehen, die bei der Beurtheilung der Zellstruktur nach fixirten Präparaten fast unvermeidlich sind, worauf in neuester Zeit ALFR. FISCHER durch seine Abhandlung über Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas

(99) wieder mit aller Schärfe hingewiesen hat. Da ich aber mit dieser Arbeit principielle Fragen über den Bau des Zellkernes und Cytoplasmas weder behandeln wollte noch konnte, vielmehr an der Hand des üblichen Präparationsverfahrens die unterscheidenden Merkmale einiger bisher unbekannter Blutparasiten nur zu beschreiben beabsichtigte, so dürfte es hier nicht besonders von Belang sein, ob die, zum Theil schon als solche beschriebenen Strukturen in Wahrheit Artefakte sind oder nicht. Zur Unterscheidung der verschiedenen Formen wird man sie bei Anwendung der gleichen Fixirungsmethode immerhin verwerthen können. Denn wenn Unterschiede an fixirten und gefärbten Präparaten vorhanden sind, so werden sie sich nicht minder, wenn auch in etwas anderer Form, am lebenden, resp. lebend gefärbten zu erkennen geben.

Um gute Deckglas-Trockenpräparate zu erhalten, wandte ich die bei den Medicinern gebräuchliche Methode an. Um möglichst gute Fixirung zu erzielen, setzte ich die Präparate, ehe sie getrocknet waren, einige Sekunden starken Osmiumsäuredämpfen aus, doch muss ich hinzufügen, dass ich nicht den mindesten Unterschied zwischen den mit Osmium behandelten und den anderen, nicht speciell fixirten, habe wahrnehmen können. Nachdem die Präparate an der Luft (ohne Erwärmung des Deckglases) getrocknet waren, wurden sie in möglichst absolutem Alkohol in $1/2$ bis 1 Stunde gehärtet und endgültig fixirt. Dass der Alkohol hier die Fixirung besorgt, glaube ich u. A. daraus schließen zu dürfen, dass an Präparaten, die nicht gehärtet waren, jene Kernstrukturen nicht zu beochten waren.

Nach der Fixirung und Härtung in Alcohol absolutus wurden die Präparate getrocknet und jetzt erst in die Farbflüssigkeiten gebracht. Zur Färbung benutzte ich weitaus am meisten die von Romanowsky. Ich mischte mit einander

$15\,^1/_2$ Theile Eosin in 0,1 % wässeriger Lösung und
$4\,^1/_2$ Theile Methylenblau in 1,0 % wässeriger Lösung

und ließ die Farbmischung, die vor dem Gebrauch am besten stets neu hergestellt wird und gut zu filtriren ist, $1/2$ bis 1 Stunde einwirken; für Haemogregarina crocodilinorum mihi ist es vortheilhaft, noch länger zu färben, damit der Kern deutlicher sichtbar wird. Die Farbe wird mit destillirtem oder nichtdestillirtem Wasser, zu dem man etwas Essigsäure hinzusetzt, leicht ausgezogen und differenzirt. Nach der Färbung wurden die Präparate wieder an der Luft getrocknet und dann in Kanadabalsam eingeschlossen. Außerdem versuchte ich noch Färbungen mit Eisen-Hämatoxylin (nach Heidenhain), Hämatoxylin (Delafield) und Pikrokarmin, von denen die Methode Heidenhain's noch sehr gut brauchbare Resultate liefert. Allen vorzuziehen ist aber die erstgenannte, da sie an Genauigkeit der von Heidenhain nicht nachsteht, diese jedoch an Schönheit des Bildes weit übertrifft.

Zum Durchsuchen der Präparate ist ein verschiebbarer Objekttisch mit Nonius unbedingt nothwendig, ganz ausgezeichnet funktionirt der Zeiss'sche Kreuztisch.

Beschreibung genereller Merkmale der untersuchten Hämogregarinen.

In der äußeren Gestalt sowohl als im Wachsthumsvorgang und der Zellstruktur herrscht eine große Ähnlichkeit zwischen sämmtlichen mir bekannten Hämogregarinen, doch erlauben mehr oder minder auffällige specifische Merkmale die Trennung und Unterscheidung verschiedener Arten, resp. Varietäten. Als Hauptunterscheidungsmerkmal galt bisher und wird auch ferner noch vielfach die Größendifferenz gelten; es ist aber die Größe ein ganz relatives Merkmal, und speciell bei den Vertretern unseres Genus kann man beobachten, wie die Größe der Parasiten abhängig ist von der ihrer Wirthszellen, der Blutkörperchen. Nun sind aber innerhalb engerer Gruppen der Reptilien diese ihrerseits wenig oder gar nicht an Größe verschieden, wir können dann auch zwischen den Blutparasiten kaum, wenn überhaupt, eine Differenz in der Größe konstatiren, und zur Unterscheidung der einzelnen Formen ist bisweilen nur die Herkunft, das Wirthsthier maßgebend. Daraus ergiebt sich, dass wir vorläufig die beobachteten Formen systematisch nicht recht einordnen können, dass wir hin und wieder nicht zu sagen vermögen, ob sie im Verhältnis von Varietäten oder specifisch unterscheidbaren Arten zu einander stehen. Daher will ich mich auch hier begnügen, die von mir beobachteten differentiellen Merkmale nachher des Näheren zu beschreiben, und wenn ich den einzelnen Formen einen Artnamen beilege, so will ich damit die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen halten, dass spätere Untersuchungen und Experimente die mehr oder weniger bedingte Abhängigkeit verschiedener Formen beweisen.

Bei sämmtlichen Hämogregarinen haben wir während der Wachsthumsperiode — deren Stadien ich, nebenbei bemerkt, hier nur behandeln werde, da ich die Fortpflanzung und Vermehrung zu studiren noch keine Gelegenheit hatte — zwei Zustände zu unterscheiden, einen, in dem das Thier gestreckt, den anderen, in dem es zweischenklig erscheint; beide Stadien sind natürlich durch Übergänge mit einander verbunden. Wie diese Thatsache zu erklären sein dürfte, werden wir nachher noch sehen, jedenfalls glaube ich, dass sie das bisher einzig festzustellende generelle Merkmal bietet, das die Hämogregarinen zu einer von anderen Hämosporidien unterschiedlich gekennzeichneten Gattung zusammenfasst.

Beginnen wir mit dem ersteren, jüngeren Stadium. Die Gestalt ist meist bohnenförmig oder eine Modifikation daraus, wir können eine etwas stärker und eine etwas schwächer gewölbte Außenfläche unterscheiden; der Parasit scheint nicht von irgend einer Seite zusammengedrückt, vielmehr auf dem Querschnitt von annähernd runder Form zu sein.

Im Cytoplasma lassen sich fast stets deutlich zwei Substanzformen unterscheiden, 1) das lebensthätige, zähflüssige Plasma, die sogenannte Intergranularsubstanz, und 2) die schon in der lebenden Zelle wahrnehmbaren Granula, die zum Theil die chromatoiden Granula Schneider's und Labbé's darstellen. Durch diese Körner erhält das Cytoplasma einen wabigen, alveolären Bau, der im Princip dem der Coccidien völlig gleicht, wie er von Schaudinn und Siedlecki in ihren trefflichen Untersuchungen an der Hand zahlreicher Abbildungen beschrieben worden ist. Diese Granula, einerlei, welches ihre physiologische Bedeutung sei, sind in der lebenden Zelle in forma vorhanden, wobei ich dahingestellt lasse, ob sie sich als Flüssigkeit in den cytoplasmatischen Vacuolen, die dann als solche fixirbar wären, oder ob sie sich als Sphärokrystalle in der Zelle vorfinden. Das Letztere trifft wohl höchstens auf einen kleinen Theil, die genannten »chromatoiden« Granula zu. Je nachdem sich jetzt die Granula oder die Intergranularsubstanz intensiver färbt, wird das Bild des Parasiten abgeändert, das Erstere finden wir beispielsweise bei Haemogregarina crocodilinorum mihi, das Letztere häufig bei Haemogregarina stepanowi Dan.

Die sich stets intensiv färbenden »chromatoiden« Körner kommen hierbei nicht in Betracht. Sie bilden sich besonders zahlreich zu Beginn des Wachsthums und werden später nach Vollendung desselben zum großen Theil wieder resorbirt; so sieht man die zweischenkeligen Individuen häufig mehr oder weniger frei von ihnen (cf. Figg. 20—21, 17—18).

Der Kern der Hämogregarinen ist am lebenden Thier stets leicht und deutlich zu erkennen, was am gefärbten Präparat nicht auf allen Stadien der Fall ist. Der vielleicht nur durch den Fixirungsalkohol hervorgerufene grob-gerüstige Bau ist aus den einzelnen Figuren der

Tafel zur Genüge ersichtlich. Die Chromatinkörner wechseln innerhalb derselben Zelle für gewöhnlich nur wenig an Größe, bisweilen aber, wie z. B. Figg. 11, 12, 13 zeigen, sind einige Chromatinkörner unverhältnismäßig herangewachsen, während die anderen ganz zurückgeblieben sind, niemals jedoch hatte sich im Kern ein Körper gebildet, der mit dem von Coccidien und anderen Protozoen bekannt gewordenen Binnenkörper oder Karyosom (Labbé, Schaudinn, Siedlecki) hätte verglichen werden können; auch nach vorheriger Osmiumbehandlung und Karminfärbung war ein solcher nicht wahrzunehmen. Sollte er sich bei den Hämosporidien vielleicht gar nicht finden, oder sich erst in Stadien bilden, die von mir nicht untersucht werden konnten? Die die einzelnen Chromatinkörner verbindenden, sogenannten Lininfäden, sind nicht stets gleich deutlich zu erkennen, auch an Individuen, von denen man nichts weniger als Degeneration behaupten kann; am besten habe ich sie bei Haemogregarina stepanowi und auch crocodilinorum beobachten können. Man sieht alsdann, wie z. B. in Fig. 8—10, 14, 24—26 Chromatinkörner, die zusammenhangslos in der achromatischen Substanz des Kernes liegen. Vielleicht könnte diese Thatsache darauf hindeuten, dass die Substanz, die den Lininfäden zu Grunde liegt, sich in der lebenden Zelle in gelöstem Zustande befindet, dass sie durch die Fixirungsflüssigkeit äußerst feinkörnig ausgefällt wird (was also in dem Falle der angegebenen Figuren nicht eingetreten wäre), und sich dann diese, nunmehr festen Körnchen zwischen den Chromatinkörnern vertheilen, so dass sie scheinbar Verbindungsfäden derselben darstellen, welche Erklärung sehr entschieden von Alfr. Fischer vertreten wird.

Ja, bisweilen möchte man sogar an der Präexistenz der Chromatinkörner als solchen Anstand nehmen, indem man nicht selten Individuen begegnet, deren Kerne äußerst undeutlich, kaum begrenzt, von ganz unregelmäßig geformten, zusammenhangslos neben einander liegenden Chromatinkörnern und -körnchen erfüllt sind, während im Übrigen die Zelle keinerlei Abnormitäten oder Degenerationserscheinungen zeigt, so dass die Erklärung hierfür wohl kaum in einer pathologischen Veränderung des Kernes zu suchen sein dürfte. Es würde sich in solchen Fällen die chromatische Substanz ungleich, diffus, im Kerne vertheilt haben, was doch wohl nur im völlig gelösten Zustande denkbar wäre, so dass wir von einer speciellen Struktur des Kernes hier nicht reden können.

Eine eigentliche Kernmembran ist bei den Hämogregarinen eben so wenig ausgebildet als bei den Coccidien; selbst bei stärkster Vergrößerung kann man nichts davon entdecken, niemals bemerkte ich eine doppelt kontourirte Linie denselben umgrenzen. Dass der Kern dieser Blutparasiten am lebenden Thiere so deutlich und scharf umgrenzt erscheint, hat seinen Grund darin, dass die sogenannte achromatische Substanz, in der die übrigen Bestandtheile des Kernes suspendirt sind, stark lichtbrechend ist und so den gesammten Kern von dem übrigen Cytoplasma mehr oder minder deutlich abhebt. Die Lichtbrechung der achromatischen Substanz ist aber am gefärbten Präparat nicht mehr wahrzunehmen, in Folge dessen auch die Grenzen des Kernes leicht verwischt erscheinen.

Die Gestalt des Kernes ist eine sehr wechselnde, theils durch äußere Druckverhältnisse direkt bedingt, theils wohl vom jeweiligen physiologischen Zustande desselben abhängig. Für gewöhnlich besitzt er freilich eine abgerundete Form, wie in den Figg. 11, 15—17, 22; aber nicht selten nimmt er auch eine Bohnen- oder Birnform an. In welcher Weise Haemogregarina labbéi mihi betreffs der Gestalt des Kernes von der Norm abweicht, werden wir nachher bei Besprechung der speciellen Merkmale noch kennen lernen. An den gestreckten einschenkeligen Individuen beobachten wir normaler Weise noch keine mechanischen Gestaltsveränderungen des Kernes, desto häufiger aber an den älteren zweischenkeligen, zumal gewisse Formen, wie z. B. Haemogregarina stepanowi, auch Haemogregarina labbéi, mit Vorliebe ihren Kern an der Biegungsstelle der Zellen zeigen (cf. Figg. 5, 9, 10, 18). Derselbe verliert seine ursprüngliche runde Gestalt, streckt sich an dem einen Ende, welches dem neuangelegten, meist schmäleren Schenkel des Parasiten zugekehrt ist, etwas in die Länge, bis er schließlich, falls er genau an der Biegungsstelle zu liegen gekommen ist, eine Art »Quersackform« annehmen kann, die sich bereits von Laveran (98) beschrieben findet (cf. Fig. 18). Das die beiden Kernhälften verbindende Mittelstück wird bisweilen so dünn, dass es zerreißt, und wir zwei Kerne in der einen Zelle vorfinden. Die Theilstücke scheinen später wieder verschmelzen zu können (cf. auch Haemogregarina labbéi, Fig. 8), jedenfalls dürfen wir hier nicht von einer Kerntheilung im eigentlichen Sinne des Wortes sprechen. Je weiter jetzt der Kern in das schmälere Ende der Hämogregarine wandert, desto mehr streckt er sich in die Länge, wobei er doppelt so lang werden kann, als er ursprünglich war. Später nimmt er seine normale Gestalt wieder an;

wenn der Parasit das Blutkörperchen verlassen und sich wieder gestreckt hat, finden wir einen rundlichen Kern vor.

Betrachten wir jetzt die Bildung des zweischenkeligen Stadiums (cf. die Fig. 15—21), wie sie sich in gleicher Weise bei allen Hämogregarinen abspielt. Wenn der Parasit eine bestimmte Länge erreicht hat, die je nach der Art verschieden ist, zeigt sich nach einiger Zeit an dem einen Ende, das wir vielleicht als Hinterende auffassen dürfen, ein kleiner hakenförmiger Vorsprung (cf. Fig. 16 für Haemogregarina Stepanowi), zugleich bemerken wir aber, dass das Thier an jener Stelle und etwas mehr oberhalb derselben schmäler erscheint, was darauf hindeutet, dass jener Vorsprung kein neu angelegtes Zellmaterial ist, dass mit anderen Worten keine Wachsthumserscheinung hier vorliegt. Dies wird desto deutlicher, je mehr sich der Vorsprung vergrößert, denn im gleichen Schritt mit dessen Größenzunahme sehen wir das andere Ende des Parasiten schmäler werden, so dass schließlich beide Hälften gleich lang und je nach der Art mehr oder minder gleich stark geworden sind (cf. Figg. 17, 18 und 20, 21). Wenn wir jetzt das Volumen des zweischenkeligen mit dem des noch gestreckten Individuum vergleichen, so können wir kaum eine Differenz beobachten. Offenbar handelt es sich im normalen Falle um eine Längenvergrößerung auf Kosten der Breite, die der Parasit gerade in dieser Weise vollzieht, um nachher leichter das Blutkörperchen zerstören zu können, indem er die beiden erst neben einander gelegenen Schenkel aus einander spreizt. Denn nach den Untersuchungen von Labbé u. A. erfolgt die Encystirung der Hämogregarine nicht in dem zuerst befallenen Blutkörperchen, vielmehr wird ein freies, bewegliches Stadium eingeschaltet, das unmittelbar auf das zweischenkelige folgt, so dass jede Hämogregarine während ihrer gesammten Entwicklung zwei Blutzellen, die erste als zweischenkeliger Schizont (nach Schaudinn), die zweite bei der Schizogonie, zerstört.

Bisweilen wird freilich die Bildung des zweiten Schenkels schon eingeleitet, wenn die volle Größe, die für gewöhnlich von der gestreckten Form erreicht wird, noch nicht angenommen ist; sodann gehen natürlich beide Erscheinungen, die Streckung und das Wachsthum des Parasiten, neben einander her, und am Ende hat es den Anschein, als sei erstere eine Folge der letzteren. Am auffälligsten ist jedenfalls die Thatsache, dass sich die Erscheinung bei den großen wie bei den kleinen und kleinsten Formen (cf. Haemogregarina crocodilinorum) des Genus Haemogregarina findet, und wie schon Eingangs erwähnt wurde, ist sie das typische Merkmal der Gattung. Findet sie sich bei irgend einem Blutparasiten der Ordnung der Hämosporidien, so können wir ihn vorläufig sicher diesem Genus unterordnen; doch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das heutige Gattungsmerkmal später bei Erweiterung unserer Kenntnisse ein Familienmerkmal wird.

Der neu angelegte Schenkel lässt im Bau des Cytoplasmas einen feineren Bau erkennen als der ursprüngliche; die Granula sind kleiner, aber desto zahlreicher, so dass dieser Theil der Zelle, der sich meist vom Kern bis an das hintere Ende erstreckt, kompakter und dunkler gefärbt erscheint.

Ekto- und Entoplasma habe ich bisher an Hämogregarinen, zumal an gefärbten Präparaten, nicht unterscheiden können; es findet sich aber nach LABBÉ das Ektoplasma als sogenanntes Epicyt und Myocyt ausgebildet; im Myocyt kommen nach ihm die zur Bewegung dienenden Myocytfibrillen vor. Die Granula befinden sich nach ihm nur im Entoplasma.

Der im präparirten Zustande stets zu beobachtende helle Saum, der die ganze Hämogregarine allseitig, bald mehr bald weniger breit umzieht, beruht auf einer Schrumpfung des Parasiten beim Absterben; beim lebenden Objekt ist niemals etwas davon wahrzunehmen.

Was die direkte Einwirkung des Parasiten auf die Blutzellen anlangt, so lässt sich darüber nicht mehr sagen, als was LABBÉ bereits für die von ihm untersuchten Hämogregarinen beschrieben hat. Mit einer Verminderung des Hämoglobingehaltes ist regelmäßig eine mehr oder minder starke Vergrößerung des Blutkörperchens verbunden, die zunimmt, je älter der Parasit wird (cf. die Figuren). Zuerst sieht man, wie die Wirthszelle aktiv heranwächst, der Kern ist noch normal; nach einer gewissen Zeit hat aber diese aktive Hypertrophie ihren Höhepunkt erreicht und die Zelle beginnt zu degeneriren, was sich vorerst am Kern kundgiebt. Bei den größeren Arten der Gattung Haemogregarina kommt es jetzt weiter zu einer passiven Dehnung des Blutkörperchens, die so weit gehen kann, dass es den Parasiten nur noch als schmaler Saum umgiebt; dies tritt jedoch bei Haemogregarina crocodilinorum z. B. nicht ein, da dieselbe überhaupt nie, auch nur entfernt, die normale Größe der Wirthszelle erreicht (cf. Figg. 1—14, 21). Hinzu kommt stets noch eine chemische Veränderung des Cytoplasmas des Blutkörperchens, namentlich in der Nähe des Parasiten. Die Degenerationszone (LABBÉ) erstreckt sich kontinuirlich um die Hämogregarine und nimmt an Ausdehnung in der Nähe des Kernes der Wirthszelle meist zu, wie dies aus den Figuren zu ersehen ist. Bei den von mir angewandten Färbungen (ROMANOWSKY, HEIDENHAIN) vermochte ich nicht den von LABBÉ angegebenen granulösen Bau dieser Zone zu erkennen, sie erschien nur dunkler gefärbt als das übrige nicht beeinflusste Protoplasma des Blutkörperchens.

Beschreibung der differentiellen Merkmale von Haemogregarina crocodilinorum, labbéi und colubri mihi.

1. Haemogregarina crocodilinorum mihi.

(Figg. 19—22.)

Die jüngsten Individuen, die ich gesehen habe, hatten eine Länge von 4,75 μ, die ausgewachsenen, gestreckten eine solche von 7 bis höchstens 7,75 μ, die zweischenkeligen maßen die doppelte Länge, die freien beweglichen nur ca. 9 μ; letztere waren aber von größerer Breite als die zweischenkeligen innerhalb der Blutzellen. Der Parasit ist schwach bohnenförmig gebogen, schlanker als Haemogregarina Stepanowi, an beiden Enden gleichmäßig abgerundet. Die Form des Kernes ist ziemlich regelmäßig, zumeist rundlich oder länglich-rundlich. Im Übrigen herrscht eine große Ähnlichkeit zwischen Haemogregarina stepanowi und dieser Species, namentlich auch betreffs des Vorkommens der »chromatoiden« Körner, die bisweilen sehr zahlreich auftreten. Cytocysten bisher nicht beobachtet. Neben der normalen einfachen findet sich nicht so selten die doppelte Infektion einer Blutzelle, was wohl seinen Grund in der geringen Größe dieser Form hat; ja, beide Individuen vermögen sich in dem einen Blutkörperchen völlig zu entwickeln. Gewöhnlich beobachtet man nur rothe Blutkörperchen inficirt, bisweilen aber auch Leukocyten, ich konnte sogar die doppelte Infektion eines solchen konstatiren.

Der Parasit kommt in allen Blutbahnen, in der Milz und im Knochenmark vor und findet sich im Blute von Crocodilus frontatus Murr. und Alligator mississippiensis Daud., so weit sich bis jetzt feststellen ließ.

2. Haemogregarina labbéi mihi.

(Figg. 1—14.)

Die beobachteten Individuen schwankten in der Größe zwischen 5,5 μ und 12 μ im gestreckten, resp. 24 im zweischenkeligen Stadium. Die Gestalt ist der von Haemogregarina crocodilinorum ähnlich, zumeist etwas mehr gebogen und an dem einen Ende, welches wir oben als Hinterende bezeichnet haben, etwas schmäler (Fig. 2); besonders an den zweischenkeligen Parasiten ist die Breitendifferenz der beiden Schenkel deutlich wahrzunehmen (Figg. 4—14).

Das Cytoplasma färbt sich an der Mehrzahl der Individuen nur sehr schwach; auch die geformten Elemente nehmen bei sämmtlichen versuchten Färbungen nur selten eine deutliche Färbung an, so dass es bisweilen den Anschein hat, als sei das Zellprotoplasma hyalin; ist die Färbung aber doch eingetreten, so bemerkt man große, schön gerundete Körner regelmäßig im Cytoplasma verstreut liegen (Figg. 3 und 10). Neben solchen Thieren, die sich in den Figg. 1 bis 10 abgebildet finden, traten, wenn auch nicht so zahlreich, andere auf, die ähnlich wie Haemogregarina stepanowi und crocodilinorum stark färbbare Granula besitzen (Figg. 11—14). Von einer Überfärbung des Präparates kann hier nicht die Rede sein, da ich dicht neben den ersteren solche Formen liegen sah. Es erweckte zunächst den Anschein, als handele es sich um eine andere Species, aber die charakteristischen Kernverhältnisse und die in der Nähe des Kernes gelegenen Granula überzeugten mich, dass dies nicht der Fall sei. Was die Ähnlichkeit mit Haemogregarina stepanowi noch erhöht, ist das Auftreten von Körnern, die den »chromatoiden« Granulis ohne Frage entsprechen (sie finden sich in den Figg. 13 und 14 in dem vorderen Theil der Zelle durch stärkeren Druck hervorgehoben).

Diese fehlen bei den erstgenannten Formen, so weit meine Beobachtungen reichen, gänzlich. Die richtige Deutung jener Individuen entzieht sich meinem Urtheil; vielleicht liegen nur Ernährungsverschiedenheiten vor, vielleicht handelt es sich aber auch um sexuelle Differenzirungen, vergleichbar den von Coccidien und Gymnosporidien beschriebenen, eine Frage, die allein die Entwicklung dieser Formen zu entscheiden im Stande ist.

Charakteristisch für unsere Hämogregarine sind die Verhältnisse des Kernes und das Vorhandensein eigenthümlicher, meist in der Nähe derselben, vielleicht sogar aus ihm selbst stammender Granula, die niemals fehlen.

Der geringen Färbbarkeit des Cytoplasmas zufolge ist der Kern, auch bei den Formen der Figg. 11—14, stets leicht zu erkennen und in seinen Details ohne große Schwierigkeit zu untersuchen. Zunächst ist es auffällig, dass der Kern bei den jüngsten Formen, die etwa 5,5—7 μ lang sind, den größten Theil der Zelle einnimmt, so dass für das Zellplasma nur noch sehr wenig Platz übrig bleibt (Figg. 1, 2).

Ob dies ein ursprüngliches Verhalten ist, d. h. ob jedes junge Merozoit bei seiner Entstehung so viel Kernsubstanz erhält, als es in dem beschriebenen Falle besitzt, oder ob das Wachsthum des Kernes schneller und eher erfolgt als das des Cytoplasmas, vermag ich nicht anzugeben. Der Kern selbst erscheint bereits von typischem Bau, zahlreiche, verschieden große Chromatinkörner liegen dicht neben einander, zwischen denen sich die achromatische Substanz ausbreitet. Er hat sich dicht an die Wand der Zelle angelegt, und zwischen den vor und hinter ihm gelegenen Abschnitten des Cytoplasmas scheint kaum eine Verbindung zu bestehen; diese bildet sich immer nur auf der weniger gewölbten Seite des Parasiten (in Fig. 3 rechts); die Lage des Kernes dicht an der Wand der entgegengesetzten Seite bleibt stets erhalten, was immerhin zu bemerken wäre.

Gehen wir jetzt zu Fig. 3 über, so fällt uns sofort die eckige, nicht abgerundete Gestalt des Kernes auf, die Fortsätze, die unwillkürlich an Pseudopodien erinnern, wie sie von den Kernen verschiedenartiger Metazoenzellen beschrieben worden sind. Ähnliche Unregelmäßigkeiten beobachten wir an der Mehrzahl der Kerne. Mit Vorliebe sehen wir sie, wie schon Eingangs erwähnt, an der Biegungsstelle der zweischenkeligen Formen verweilen und einen kurzen Ausläufer in den schmäleren Schenkel hineinsenden; mechanische Einschnürungen kommen zu Stande, die sich bei unserer Form noch erhalten können, wenn der Kern nicht mehr dem äußeren Drucke unterworfen ist (cf. Figg. 7 und 13). Durchschnürungen kommen vor, in Fig. 8 sehen wir die beiden Theilhälften im Begriffe wieder mit einander zu verschmelzen. Zu alledem kommt noch eine, vielleicht nur zeitweilige, Größenveränderung des ausgewachsenen Kernes, wie sie z. B. aus dem Vergleich von Fig. 8 und 9, 12 und 14 hervorgeht. Je kleiner der Kern, desto intensiver ist er gefärbt, und umgekehrt, woraus hervorgeht, dass der Chromatingehalt der gleiche geblieben ist; im ersteren Falle verschwinden die Zwischenräume zwischen den Chromatinkörnern, diese scheinen mit einander zu verschmelzen, im letzteren sind sie bedeutend herangewachsen, jedes Chromatinkorn lässt sich leicht vom anderen unterscheiden. Einen Grund für diese Erscheinung vermag ich leider nicht anzuführen.

Zuletzt wäre noch jener bereits angedeuteten, sich mit Methylenblau und Hämatoxylin tief schwarzblau färbender, im ungefärbten Zustande stark lichtbrechender, rundlicher oder länglicher Körner Erwähnung zu thun, die meines Wissens bisher von keiner Hämogregarine beschrieben sind. Auf der Tafel (Figg. 1—14) sind dieselben mit schwarzer Farbe wiedergegeben. Sie finden sich von den jüngsten Stadien an (Figg. 1 und 2) bis zu den ausgewachsenen, zweischenkeligen Formen und sind daher zur Unterscheidung von den übrigen Arten der Gattung von hervorragender Bedeutung. Ihre Anzahl wechselt, doch beträgt sie für gewöhnlich mehr als drei; eben so ist ihre Größe nicht konstant, bisweilen verschmelzen sogar einige nahe zusammengelegene Körner zu einem unregelmäßig gestalteten größeren (Figg. 6 und 12). Sie liegen meist in der Nähe des Kernes, namentlich an dessen hinterem Ende, doch können sie sich auch von ihm entfernen, so dass sie irgendwo im Cytoplasma verstreut erscheinen (Figg. 5 und 10). Nicht selten sieht man solche stark färbbare Körner mitten im Kerne, an einer Stelle, wo man ein Chromatinkorn würde vermuthet haben (Figg. 2, 3, 12, 13), ja, Fig. 3 scheint mir darauf hinzudeuten, dass diese Granula wirklich dem Kerne ihren Ursprung verdanken. Vielleicht wird sich bei der Untersuchung der Schizogonie herausstellen, welche Bedeutung ihnen zuzumessen ist, möglicherweise können sie auch dort zur Kennzeichnung der Art dienen; mit den Pigmentkörnern der Gymnosporidien sind dieselben nicht zu verwechseln.

Der Parasit ist bisher nur in rothen Blutkörperchen nachgewiesen, doppelte Infektionen sind nicht beobachtet. Er findet sich im Blute von Clemmys elegans und Platemys spec. — Auf Grund der beschriebenen Eigenthümlichkeiten und Differenzen von den übrigen Arten des Genus möchte ich auch diese Form als neue Species aufstellen, und ich nenne sie zu Ehren des verdienstvollen Sporozoen- und Hämosporidienforschers ALPHONSE LABBÉ Haemogregarina labbéi.

3. Haemogregarina colubri mihi.

(Figg. 23—26.)

Die Größe der untersuchten Parasiten betrug bei den jüngsten Formen, die nur wenig den Kern des Blutkörperchens an Größe übertreffen (cf. Fig. 23), ca. 5—6 μ, bei den ausgewachsenen gestreckten bis ca. 9—9,5 μ; die zweischenkeligen, von denen ich nur wenige zu studiren Gelegenheit hatte, maßen nicht ganz die doppelte Länge, waren also noch nicht völlig ausgewachsen. Die Breite der Individuen ist einigen Schwankungen unterworfen, vielfach maß sie nicht mehr als 1 μ. Die Gestalt ist namentlich im jüngeren Alter der der übrigen Formen sehr ähnlich, ist aber an den ausgewachsenen, gestreckten Thieren stärker oder schwächer abweichend. Zumeist schwellen beide Enden beträchtlich an, wie dies in Fig. 25 schon angedeutet ist, so dass bisweilen eine Art Halteridiumform vorgetäuscht wird; nicht selten schwillt auch nur das eine Ende so kolbenförmig an. Es kommen auch Einschnürungen an verschiedenen Stellen der Zelle vor, von denen ich aber nicht mit Bestimmtheit angeben kann, ob sie vom Parasiten selbst herrühren oder nicht. Außerdem beobachtete ich eine Drehung des Thieres um seine Längsachse.

Der Kern ist dem von Haemogregarina stepanowi und crocodilinorum, auch betreffs des Größenverhältnisses zur Zelle, ähnlich; in Fig. 23, einem jungen Individuum, ist derselbe noch chromatinarm, nicht gerundet und ohne bestimmte Grenzen, vergleichbar mit den Kernen der in den Figg. 1 und 2 abgebildeten Haemogregarina labbéi.

Die in der Zeichnung schwarz hervorgehobenen Körner sind »chromatoide Granula«.

Zu bemerken ist noch, dass diese Hämogregarine mit besonderer Vorliebe dem Kerne der Blutzelle dicht aufliegt, diesen auch zuerst arbeitsunfähig macht und vernichtet; oftmals sieht man ihn durch den Parasiten in zwei Hälften getheilt, wie z. B. in Fig. 24. Den beiderseitigen Anschwellungen zufolge beobachtet man in gewissen Stadien, dass die Degenerationszone vornehmlich zwischen diesen (Fig. 25) und schließlich weitergehend bis zur Peripherie der Wirthszelle (Fig. 26) sich ausbreitet und den Kern Anfangs deutlich in einen bereits zerstörten und einen noch mehr oder minder lebensfähigen Theil zerlegt (Fig. 25).

Der Parasit konnte in rothen und weißen Blutkörperchen nachgewiesen werden, doppelte Infektion ist nicht selten; er fand sich in dem Blut einer bei Catania-Sicilia erbeuteten schwarzen Coluber aesculapii Sturm.

Ob die von Billet (95) aus Bungarus fasciatus (Schneid.) als Laverania bungari beschriebene, von Labbé zum Genus Haemogregarina gezogene Form mit colubri identisch ist, kann ich nicht angeben, da aus den Abbildungen Billet's nichts Genaueres zu ersehen ist. Immerhin bestehen nahe Beziehungen, einmal wegen des Vorkommens einer Halteridium-ähnlichen Form, die jenen Forscher auch dazu verleitete, seinen Parasiten als Gymnosporidie aufzufassen, sodann zufolge seiner Kernlage.

Fassen wir jetzt die bisher im Reptilienblut beobachteten Vorkommnisse von Hämogregarinen noch einmal zusammen, so sehen wir, dass Vertreter derselben in allen vier Ordnungen der Reptilia, den Cheloniden, Crocodilinen, Sauriern und Ophidiern angetroffen werden. Außerdem ist von Grassi und Feletti aus dem Blute von Rana esculenta L. eine Species unseres Genus aufgestellt worden, die, wie bereits zu Anfang erwähnt wurde, von Kruse entdeckt war, der aber unter diesem Namen gleichzeitig Formen vereinigte, die jetzt als Lankesterella ranarum (Lank.) Labbé [Drepanidium ranarum Lank.] und als Laverania ranarum (Kruse) em. Labbé unterschieden werden.

Die folgende Übersicht mag ein Bild von unserer augenblicklichen Kenntnis der Verbreitung des genannten Genus geben:

Reptilia		
I. Chelonia	1) Haemogregarina stepanowi Dan.	Emys orbicularis (L.) (= E. lutaria Marss.) Trionyx spec.
	Var. (?)	Testudo marginata Schöpf.
	2) Haemogregarina labbéi C. B.	Platemys Dum. et. Bibr. spec. Clemmys elegans
II. Crocodilina	3) Haemogregarina crocodilinorum C. B.	Crocodilus frontatus Murr. (= Halcrosia frontata Gray) Alligator mississippiensis Daud. (= Alligator lucius Cuv.)
III. Sauria	4) Haemogregarina lacazei Labbé	Lacerta muralis (Laur.) Lacerta agilis L.
IV. Ophidia	5) Haemogregarina colubri C. B.	Python reticulatus (Schneid.)
	6) Haemogregarina bungari (Bill.)	Bungarus fasciatus (Schneid.)
	7) Haemogregarina pythonis (Bill.)	Tropidonotus stolatus (L.)
	8) Haemogregarina spec. (Bill.)	Eclipsidrilus frigidus Eisen
	9) Haemogregarina nasuta Eisen	Coluber aesculapii Sturm
Amphibia		
	10) Haemogregarina magna (Gr. et Fel.)	Rana esculenta L.

Zum Schluss sei es mir noch gestattet, einige Worte über die Infektionsfrage der Hämosporidien im engeren Sinne hinzuzufügen.

Die künstlichen Infektionsversuche, die ich bis jetzt mit Haemogregarina stepanowi anzustellen Gelegenheit hatte, haben leider noch keine positiven Resultate gezeitigt. Vor Allem fehlte mir geeignetes Material, womit ich an ein und derselben Species des Wirthsthieres die Versuche hätte ausführen können (sämmtliche mir zur Verfügung stehenden Emys orbicularis [L.] beherbergten bereits Hämogregarinen in ihrem Blute); doch ich hoffe, dass es mir in absehbarer Zeit gelingen wird, die künstliche Infektion mit Hämogregarinen an Alligatoren mit Erfolg zu studiren. Aus diesem Mangel an nicht inficirten Schildkröten ergaben sich die Versuche, Hämogregarina stepanowi auf andere Thiere, Reptilien und Amphibien, zu übertragen. Es wurden zwei Frösche (Rana esculenta L.) subcutan und intraperitoneal zu zwei verschiedenen Malen mit einer reichlichen Menge Schildkrötenblut inficirt, das die genannte Hämogregarine in großer Anzahl enthielt; dennoch konnte ich bei keinem der beiden Frösche nach weiteren vier Wochen Haemogregarina stepanowi im Blute beobachten. Ein gleiches negatives Resultat gewann ich bei der Übertragung auf Salamandra maculata L. Man könnte demnach wohl annehmen, dass sich Haemogregarina stepanowi Dan. auf die genannten Amphibien nicht übertragen lässt.

Außerdem inficirte ich eine Anzahl Lacerta viridis Gessn. mit dem Blut derselben Schildkröte, und zwar intraperitoneal und subcutan. Leider starben dieselben, da sie während des Winterschlafes zu sehr gelitten hatten. Eine Lacerta viridis war dagegen intrastomachal zu zwei Malen, die eine Woche aus einander lagen, inficirt worden. Trotzdem dies Thier reichliche Mengen von Blut und blutdurchtränktes Fleisch von einer sehr stark inficirten Schildkröte eingegeben erhielt, haben sich nach Verlauf eines Monats keine Hämogregarinen im Blute gezeigt.

Wenn auch hieraus noch kein Schluss zu ziehen ist, da es noch nicht ausgemacht ist, ob Haemogregarina stepanowi überhaupt auf Lacerta viridis übertragbar ist, so vertrete ich doch die Ansicht, dass sich Haemogregarina stepanowi und somit die Hämosporidien s. str., eben so wie die Gymnosporidien (z. B. Plasmodium malariae Lav.), wie der Parasit des Texasfiebers: Piroplasma bigeminum (Th. Sm. et Kilb.) Patton und wie die hämoparasitären Flagellaten (Trypanosoma brucii Pl. et Brdf. (1899), Trypanosoma rattorum aut.) auf dem Digestionswege **nicht** übertragen lassen.

Wenn die Verhältnisse bei den Hämosporidien erst genau untersucht sind, wird sich, so glaube ich, herausstellen, dass auch hier die natürliche Infektion durch einen Zwischenwirth (einen Arthropoden) vermittelt wird. Freilich werden, wie SCHAUDINN (99) schon sagte, keine Mücken die Rolle eines Überträgers spielen, denn diese sind gar nicht im Stande, durch das Schuppenkleid der Eidechsen oder gar durch den Panzer eines Krokodils hindurchzustechen; auch werden die Hämosporidien der Amphibien wohl nicht durch Mücken übertragen. Daraufhin aber zu schließen, wie SCHAUDINN es anscheinend gethan hat, dass die Neuinfektion bei diesen Formen ohne Zwischenwirth erfolge, ist meiner Ansicht nach keineswegs nothwendig. Auch der Erreger des Texasfiebers, der Parasit der Tsetsekrankheit, die Trypanosomen des Rattenblutes werden ja nicht durch Mücken übertragen[1].

Wir finden, dass die verschiedenartigsten Arthropoden an Stelle eines Zwischenwirthes getreten sind, so für Piroplasma bigeminum eine Zecke (Boophilus bovis), für Trypanosoma brucii eine Fliege (Glossina morsitans Westw.) und für die Rattentrypanosomen sogar ein Floh (— ob Pulex fasciatus Bosc. oder Typhlopsylla musculi Dugés, kann ich nicht angeben, da sich dies in der sonst so ausführlichen Arbeit von Lyd. Rabinowitsch und Walter Kempner nicht bemerkt findet, vielleicht auch beide Arten), und von solchen Arthropoden sind z. B. die Zecken (Acarina) sehr wohl geeignet bei den Reptilien eine Infektion zu bewerkstelligen. Es fragt sich nur, ob derartige Ektoparasiten an den in Rede stehenden Thieren vorkommen, und in der That sind Zecken von verschiedenen Reptilien bekannt. Auch an unseren deutschen Eidechsen leben Zecken; so fanden sich solche an Lacerta agilis L. aus der Umgebung von Marburg, namentlich im Monat Mai und Juni, nicht selten, vornehmlich in den Achseln der vorderen Extremitäten festsitzend. Leider konnte ich bei keiner von Zecken befallenen, eben so wenig wie in zeckenfreien Eidechsen, Blutparasiten konstatiren, in Folge dessen auch keine Übertragungsversuche vornehmen, die einmal Licht auf die Infektion der Hämosporidien s. str. geworfen, sodann das weitere Schicksal dieser Blutparasiten innerhalb des Acarinenleibes hätten klarlegen können. Von Eidechsen ist eine Ixodes lacertae bereits von Koch (Deutschlands Crustaceen, Myriopoden und Arachnoiden, 1835—1843) beschrieben worden, doch müsste natürlich eine genauere Bestimmung vorgenommen werden, falls die von mir geplanten Infektionsversuche gelingen.

Marburg (Hessen), im August 1900.

---

[1] In den zum Vergleich herangezogenen Fällen handelt es sich freilich nicht um Blutparasiten aus der Gruppe der Hämosporidien. Wir finden aber eine so große Übereinstimmung in ihrer Übertragung, dass ich daraus schließen möchte, dass sämmtliche hämoparasitäre Protozoen auf diese Weise verbreitet werden, einerlei ob sie in einem warm- oder kaltblütigen Wirbelthiere schmarotzen. Setzen wir eine verschiedene Art der Übertragung für die Parasiten der warmblütigen und für die der kaltblütigen Thiere voraus, so müssen wir auch annehmen, dass sich innerhalb der einheitlichen Gruppe der Hämosporidien beide Übertragungsmodi vorfinden, denn es sind dieselben aus beiden Wirbelthiergruppen bekannt geworden (cf. Laverania avium Labbé [= Drepanidium avium Lank.]). Eine solche Annahme steht aber in direktem Widerspruch zu der erwähnten gerade in dem Punkte der Übertragung herrschenden Übereinstimmung zwischen Blutparasiten verschiedener Gruppen des Protozoenreiches.

Citirte Litteratur.

95. **Billet**, Laverania bungari B. In: Compt. rend. Soc. Biol. Vol. XLVII. p. 30. Figg. 4—6.
89. **Danilewsky**, La parasitologie comparée du sang. II. Recherches sur les Hématozoaires des tortues. Charkoff 1889.
99. **Fischer**, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
94. **Labbé**, Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des Vertébrés. Arch. zool. expér. gén. 3e sér. Tome II. 1894.
99. Derselbe, Monographie der Sporozoa, erschienen im Thierreich (herausgegeben von der Deutschen Zool. Gesellschaft). 1899.
98. **Laveran**, Contribution à l'étude de Haemogregarina Stepanowi. I. Soc. de Biolog. Tome V. Sér. X. Paris 1898.
99. **Plimmer** u. **Bradford**, Über die Morphologie und Verbreitung des bei der Tsetsekrankheit etc. gefundenen Parasiten. Centralbl. für Bakteriologie und Parasitenkunde. I. Abhandl. XXVI. 1899.
99. **Rabinowitsch** u. **Kempner**, Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speciell der Rattentrypanosomen. Zeitschr. für Hygiene und Infektionskrankheiten, herausgegeben von R. **Koch** und C. **Flügge**. Leipzig. Bd. XXX. 1899. p. 251—294.
99. **Schaudinn**, Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung. In: Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1899. p. 159—178.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

Sämmtliche Figuren sind nach einem Instrument von C. **Zeiss** mit dem **Abbé**'schen Zeichenprisma entworfen; Apochromat 2,0 mm, Apert. 1,30 mm, Kompensionsocular 8 für Figg. 1—21, 23—26, Kompensionsocular 12 für Fig. 22. Die Farbe giebt annähernd die des Präparates nach **Romanowsky**'scher Färbung wieder.

Figg. 1—14. *Haemogregarina labbéi* n. sp.

a. Die häufigere Form. Fig. 1—10.

Figg. 1—3. Einschenkelige Individuen. Figg. 1, 2. Sehr junge Thiere, charakteristisch durch die Größe ihrer Kerne.

Figg. 4—10. Ausgewachsene, zweischenkelige Formen.

b. Die stark granulöse Form. Figg. 11—14.

Die in Figg. 13, 14 in dem vor dem Kerne gelegenen Theile der Zelle durch stärkeren Druck hervorgehobenen Körner sind »chromatoide Granula«.

Figg. 15—18. *Haemogregarina stepanowi* Dan.

Die schwarzen Granula sind, wie auch in den folgenden Figuren, »chromatoide«. Der Einfachheit halber sind nur die Parasiten gezeichnet, wenngleich sich auch der Vorgang der Streckung, den die Figuren veranschaulichen sollen, innerhalb der Blutzelle abspielt.

Figg. 19—22. *Haemogregarina crocodilinorum* n. sp.

Figg. 19, 22 einschenkelige, Figg. 20, 21 zweischenkelige Individuen; Fig. 22, doppelte Infektion eines Blutkörperchens.

Figg. 23—26. *Haemogregarina colubri* n. sp.

Figg. 23—25. Einschenkelige Formen.

Fig. 23. Sehr junges Individuum.

Fig. 24. Fast ausgewachsener Parasit mit chromatoiden Körnern, der Kern des Blutkörperchens in zwei Theile zerschnürt.

Fig. 25. Halteridium-ähnliche Form.

Fig. 26. Ausgewachsenes zweischenkeliges Individuum.

Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken.

Von

Dr. Johannes Meisenheimer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XXIX und 9 Figuren im Text.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung von Dreissensia hatten mich zu einem eingehenden Vergleiche mit den von ZIEGLER[1] an Cyclas gemachten Beobachtungen genöthigt. Zeigten dabei auch einige Organkomplexe ein durchaus einheitliches Verhalten in organogenetischer Beziehung, so traten doch bei anderen, so namentlich bei dem zusammengehörigen Komplexe von Herz, Perikard, Niere und Genitalorganen, derart starke Differenzen hervor, dass ich versuchte, durch eine ergänzende Untersuchung den Grund und den Grad dieser Abweichungen zu erforschen, zumal mir die ZIEGLER'sche Darstellung einige Lücken aufzuweisen schien, die mit Hilfe unserer vollkommeneren Methoden vielleicht auszufüllen waren. Und in der That glaube ich einige derartige Lücken nachweisen zu können, deren Beseitigung die Entwicklung der betreffenden Organe bei Cyclas etwas anders erscheinen lässt, den Gegensatz zwischen Cyclas und Dreissensia wesentlich verringert und dem Verständnisse näher führt. Ich beginne mit meinen thatsächlichen Befunden, die im Wesentlichen an den Embryonen von *Cyclas cornea* Pfeiff. gemacht wurden. Immerhin mögen aber auch einige Embryonen der in Marburg seltener auftretenden *Cyclas lacustris* Müll. mit Verwendung gefunden haben, wie eine nachträgliche Bestimmung der benutzten Species ergab. Die

---

[1] E. ZIEGLER, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

Embryonen unterscheiden sich nur etwas in der Größe und sind im Übrigen völlig identisch.

Auf einem noch recht jungen Stadium der Larve von Cyclas, wenn der Darmkanal sich in seinen wesentlichen Bestandtheilen gerade angelegt hat, die Kopfblase wohl entwickelt ist, und der Fußhöcker sich eben anzudeuten beginnt, bemerkt man beiderseits vom Enddarme eine mächtige Zellwucherung des Ektoderms, die an Größe schnell anschwillt. Während des Wucherungsprocesses selbst besteht sie noch aus völlig gleichartigen Zellen (Taf. XXIX, Fig. 1), sowie sie sich jedoch abzuschnüren beginnt, treten innerhalb dieser Zellenmasse Differenzirungen auf, die zur scharfen Sonderung einer oder mehrerer Zellen von den übrigen führen. Deutlich sehen wir diese Sonderung zum ersten Male auf Fig. 3 (Taf. XXIX) vor uns, die Abschnürung der ganzen Anlage, die schon auf Fig. 2 bemerkbar war, ist nahezu vollendet. Die betreffende Zelle (*g*) zeichnet sich aus durch die Größe ihres Kernes, sowie durch die Anordnung des Chromatins, welche dem Kerne ein helles, bläschenförmiges Aussehen verleiht. In dieser Zelle haben wir die erste Anlage der Genitalzellen vor uns, eine erste Sonderung hat sich also in der ursprünglich einheitlichen Zellenanlage vollzogen. Während diese ersten Genitalzellen sich ausbilden, erfolgt zugleich die völlige Loslösung der Anlage von der äußeren Körperwand. Ihre Zellen ziehen sich zu einer Zellenplatte jederseits vom Darme aus, ihr innerer Zipfel wird eingenommen von den Genitalzellen, deren Zahl jetzt bereits eine geringe Vermehrung erfahren hat (Taf. XXIX, Fig. 4).

Auf diesem Ruhestadium bleibt die Zellenplatte einige Zeit bestehen, bis wir endlich innerhalb derselben Vorbereitungen zu einer erneuten Differenzirung antreffen. Mehrere der unmittelbar die Genitalanlage begrenzenden Zellen ballen sich enger zusammen, ändern etwas das Aussehen ihrer Kerne, indem sie zwar nicht viel größer, wohl aber etwas blasser als die übrigen erscheinen, und bilden schließlich ein kleines Bläschen mit zunächst sehr engem Lumen (Fig. 5 *n*). Diese beiderseits symmetrisch gelegenen Bläschen sind nichts Anderes als die Nierenbläschen, eine zweite Differenzirung innerhalb der ursprünglich indifferenten Anlage hat sich somit vollzogen, Genitalzellen und Niere entstammen ein und derselben Anlage.

Es bleibt also nun noch ein Rest von Zellen übrig, der beiderseits in ziemlicher Ausdehnung von Nierenbläschen und Genitalzellen bis zur Dorsalseite der Körperwandung hinzieht, den Darm dabei umschließend und sich dorsalwärts zuweilen sogar berührend (Fig. 5 *hp*).

Die Differenzirungen, welche innerhalb dieses Komplexes auftreten, sind die weitaus komplicirtesten, sie führen, um das Endergebnis im Voraus anzudeuten, zur Ausbildung von Herz und Perikard. Wenden wir uns nunmehr diesen Processen im Einzelnen zu.

Wenn wir also zum Ausgangspunkt die einheitliche, massive Zellenplatte zu beiden Seiten des Darmes nehmen, so tritt zunächst an dem mehr ventralwärts gelegenen Zipfel derselben jederseits ein kleiner Hohlraum auf, der auf eine Spaltung innerhalb dieser Zellenmasse zurückzuführen ist (Fig. 6 *up*). Der obere Theil liegt noch als kompakter Zellenhaufen dem nunmehr bläschenförmig aussehenden unteren Theile an. Aber auch hier erfolgt bald eine Veränderung. Während der zuerst aufgetretene Hohlraum sich stark vergrößert und so ein dünnwandiges Bläschen schafft (Fig. 7 *up*), tritt nun auch in dem oberen Theile ein ähnlicher Spaltungsraum auf (Fig. 7 *op*), der sich gleichfalls bald erweitert (Fig. 8 *op*), so dass wir nunmehr zwei durch eine schmale Zellenwand von einander getrennte Spalträume jederseits vor uns haben, je einen größeren, unteren und einen kleineren, oberen. Die Abplattung der Wände aller vier Bläschen schreitet stetig fort, sie führt zur Ausbildung äußerst zarter Zellhäutchen, in welchen die Kerne als vorspringende, kleine Höcker liegen. Auch weitere Gestaltsveränderungen folgen sehr bald. Die ventralen Partien beginnen zunächst von beiden Seiten aus einen Anfangs nur aus wenigen Zellen bestehenden Zipfel ventral vom Darme nach der Medianebene vorzuschieben (Fig. 8), sodann schiebt sich das Lumen des Bläschens in diesen Zipfel hinein (Fig. 9) und drängt der Medianebene immer näher, so dass es hier schließlich ventral vom Darme zu einer völligen Verschmelzung kommt, durch welche zunächst die Lumina der beiden ventralen Bläschen ventral vom Darme mit einander kommuniciren (Fig. 10). Ein ganz ähnlicher Vorgang spielt sich in den oberen Bläschen ab, in allen seinen Stadien nur um einen bestimmten Zeitabschnitt hinter dem erst geschilderten Vorgang zurückbleibend, entsprechend seinem späteren Auftreten. Er führt zur Vereinigung der beiden oberen Bläschen dorsal vom Darme. Wir sehen zunächst die einfache strangartige Vereinigung beider Hälften dorsal vom Darme in Fig. 9, die Vereinigung beider Lumina in Fig. 10.

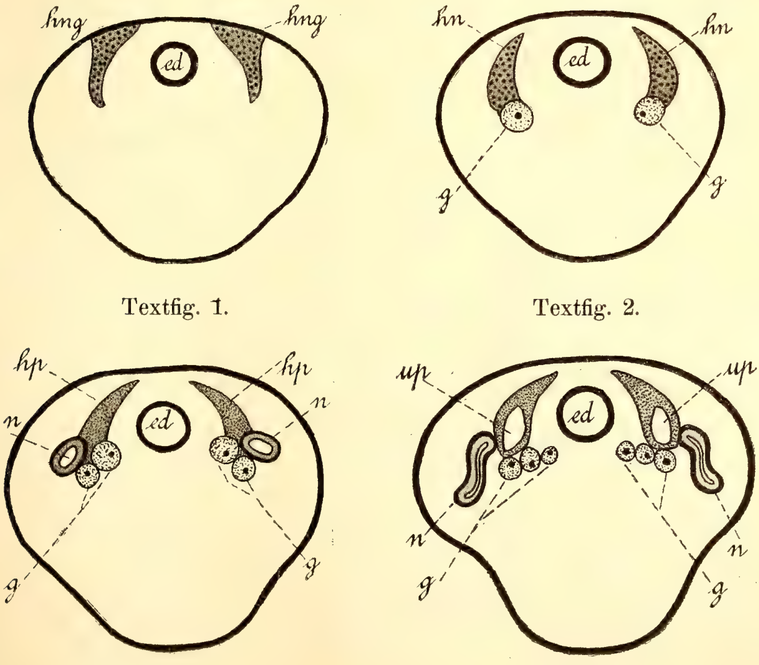
Diese beiden Stellen sind jedoch nicht die einzigen Verschmelzungspunkte der vier ursprünglichen Bläschen. Sowohl vor wie hinter der in den Zeichnungen dargestellten Ebene verschmelzen, von dem Stadium der Fig. 8 etwa an, die beiden Bläschen je einer Seite, so dass die ursprünglich völlig trennende Zellenplatte zu einem die Mitte durchziehenden Zellenstrange geworden ist, demselben, der auf den Figg. 8 und 9 dargestellt ist.

Ganz unmerklich haben uns nun alle diese Processe zu einem Gebilde geführt, welches sämmtliche Theile von Herz und Perikard bereits enthält. Sehen wir daraufhin Fig. 10 an. Wir erkennen, dass der Darm nunmehr von zwei Zellenringen umschlossen ist, welche nur an zwei Stellen eine Einschnürung und Verschmelzung aufweisen. Der äußere Zellenring stellt die Perikardwand dar, der innere die Herzwandung, das von beiden umschlossene Lumen ist die Perikardialhöhle, der von der inneren Wand und dem Darm umgrenzte Raum dagegen die Herzhöhlung. Die Stelle, an der beide Ringe verschmolzen sind, ist der Ort, wo ursprünglich die trennende Zellenplatte lag, jetzt ein einfacher Zellenstrang hinzieht, und wo später der Durchbruch zur Bildung der Vorhöfe erfolgen wird. Vor und hinter diesem Strange fließen ventrale und dorsale Perikardialhöhle natürlich zusammen, eine Folge der im vorigen Absatze geschilderten Vorgänge, so dass wir also nunmehr eine völlig einheitliche Perikardhöhle vor uns haben, hervorgegangen aus vier vollkommen getrennten einzelnen Hohlräumen, die successive mit einander verschmelzen.

Die bereits erwähnten Vorgänge, welche zur Ausbildung der Vorhöfe führen, sind kurz zu erledigen. Schon in Fig. 9 bemerken wir an der Berührungsstelle der oberen und unteren Bläschen je einer Seite eine von beiden Seiten einschneidende trichterförmige Vertiefung, die sich noch weit deutlicher auf Fig. 10 bemerkbar macht (bei *vh*). Sie dringt schließlich so weit vor, dass nur noch eine ganz dünne trennende Membran vorhanden ist (auf der rechten Seite von Fig. 10), auch diese reißt schließlich ein, und der Aufbau und die Entfaltung von Herz und Perikard sind hiermit in ihren Grundzügen vollzogen. Wir sehen in Fig. 11, wie die ursprüngliche Trennungswand nunmehr das Material abgiebt für die Klappenvorrichtung zwischen Herzkammer und Vorhöfen, und wie letztere direkt durch die Wandung des Perikards selbst umgrenzt werden, im Übrigen aber als freie Lymphräume in das lakunenartige Gefäßsystem übergehen. Die Herzwandung selbst hat sich verdickt, wohl durch stärkere Specialisirung der Wandungszellen zu kontraktilen Elementen. Dorsal wie ventral liegt ein mächtiger Hohlraum, der obere und untere Perikardialraum, die vor und hinter dem Herzschlauche natürlich kommuniciren.

Ganz unberücksichtigt ließen wir bisher die weitere Ausbildung von Niere und Genitalorganen. Die Entwicklung der ersteren habe ich im Einzelnen nicht weiter verfolgt, da dieselbe für die uns hier interessirenden Fragen belanglos ist. Die beiden Hauptpunkte in ihrer weiteren Ausbildung sind das Zustandekommen einer Verbindung mit Perikardialhöhle und Außenwelt, sowie die Faltung des zunächst einfachen Rohres in eine größere Zahl von Schlingen. Ganz schematisch sind einige Stadien dieser Vorgänge auf den gleich zu besprechenden Textfiguren angegeben. Die Genitalorgane hatten wir auf dem Stadium von Fig. 5 auf Taf. XXIX verlassen. Sie liegen von diesem und vor Allem dem folgenden Stadium an (Fig. 6 *g*), stets dicht dem Parikard an, sind freilich, eben so wie die Niere, meist auf den dargestellten Schnitten nicht zu sehen, da topographisch einige Verschiebungen gegenüber den jüngsten Stadien erfolgt sind. Sie bilden bald zwei scharf getrennte Zellhäufchen, bald verschmelzen sie in der Mitte zu einer unpaaren Zellplatte (z. B. Fig. 10 *g*), erst später treten sie stets als paarige Anlage auf.

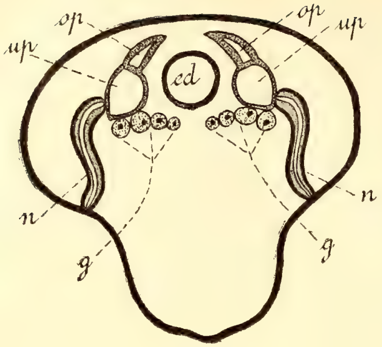
Übersehen wir nochmals die gewonnenen Resultate, die ich zur weiteren Erläuterung in der schematisch gehaltenen Figurenreihe von Textfigur 1—9 im Zusammenhange darzustellen versucht habe, so ist



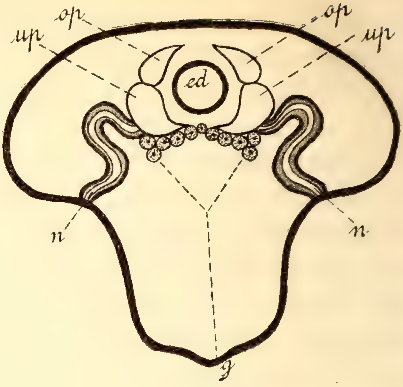
Textfig. 1. Textfig. 2.

Textfig. 3. Textfig. 4.

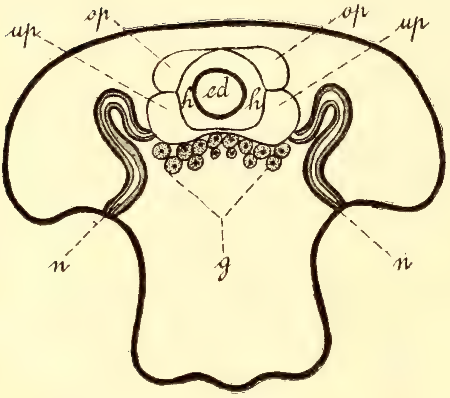
Schematische Darstellung der Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas. Erklärung der Buchstaben siehe hinten.


op
op
up
up
ed
n
n
g
g

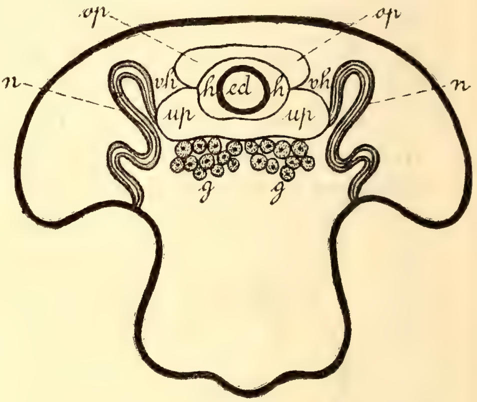
Textfig. 5.


op
op
up
up
ed
n
n
g

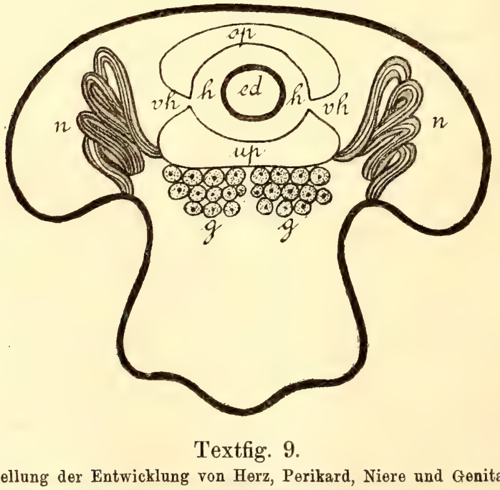
Textfig. 6.


op
op
up
up
h
ed
h
n
n
g

Textfig. 7.


op
op
n
n
vh
h
ed
h
vh
up
up
g
g

Textfig. 8.


op
vh
h
ed
h
vh
n
n
up
g
g

Textfig. 9.

Schematische Darstellung der Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas. Erklärung der Buchstaben siehe hinten.

zunächst als das wichtigste Resultat hervorzuheben, dass eine gemeinsame Anlage von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen auch bei Cyclas vorhanden ist, eine Anlage, welche embryonal erst verhältnismäßig spät aus scharf begrenzten Theilen der äußeren Körperwand sich ableitet (Textfig. 1). Diese Anlage schnürt sich ab und lässt zunächst einige wenige Zellen als Genitalzellen aus sich hervorgehen (Textfig. 2). Eine weitere Differenzirung desselben Zellenmaterials liefern sodann die beiden Nierenbläschen (Textfig. 3). Der Rest enthält nunmehr nur noch die Anlage von Herz und Perikard, es tritt zunächst ein unterer Perikardialraum auf (Textfig. 4), sodann auch ein oberer (Textfig. 5), während welcher Vorgänge sich die Genitalzellen vermehren, und die Niere mit dem Perikard und der Außenwelt in Verbindung tritt. Textfig. 6 zeigt uns sodann die Abplattung der Zellwände von Herz und Perikard, sowie die zunehmende Schlingenbildung des Nierenschlauches, welche Processe in Textfigg. 7 und 8 andauern und zur starken Volumzunahme der Niere, sowie zur Verschmelzung der beiderseitigen Perikardialräume dorsal und ventral des Darmes führen. Auch die Genitalzellen haben sich inzwischen stark vermehrt. In Textfig. 9 endlich haben wir den fertigen Zustand des ganzen Organkomplexes vor uns, ziemlich genau entsprechend der Fig. 11 auf Taf. XXIX. Die Nierenschläuche sind ganz schematisch eingetragen.

Ehe wir nun diese Verhältnisse im Vergleiche mit den übrigen Mollusken betrachten, wollen wir kurz auf die Ziegler'sche Untersuchung eingehen, um zu sehen, wie seine Resultate sich zu den oben geschilderten Vorgängen verhalten. Ziegler's Befunde waren kurz folgende: In zwei zu beiden Seiten des Darmes gelegenen Mesodermstreifen traten einzelne Zellen auf, die sich durch Größe und Habitus ihrer Kerne von den übrigen unterschieden, die Genitalzellen. Weiter differenzirten sich unabhängig von dieser Anlage die Nierenbläschen, gleichfalls aus Mesodermzellen, und endlich eben so selbständig jederseits ein Perikardialbläschen, welche Herz und Perikard lieferten. Meine Untersuchungen dagegen ergaben mir, dass es nicht Mesenchymzellen eines »Mesodermstreifens« sind, welche diese Organe liefern, sondern dass eine specifische, gemeinsame Primitivanlage vorhanden ist, welche alle diese Organe in sich enthält und allmählich zur Entfaltung bringt, wodurch der spätere enge morphologische Zusammenhang aller dieser Organe schon in der Entwicklungsgeschichte einen scharfen Ausdruck erhält. Leicht lassen sich die Abbildungen Ziegler's dieser Auffassung einordnen, dieselben bedürfen nur einer scharfen Abgrenzung der specifischen Anlage von den umgebenden Mesenchymzellen. Im Übrigen sind die Processe der eigentlichen Differenzirung fast identisch, ich verweise vor Allem auf seine Darstellung der Bildung der Genitalzellen (Figg. 12 *c* und 19 auf Taf. XXVII z. B.), die mit der meinigen fast völlig zusammenfällt.

Diesen mehr allgemeinen Differenzpunkten schließen sich die specielleren in der Entwicklung von Herz und Perikard an. Bei Ziegler tritt jederseits ein Perikardialbläschen auf, die zunächst eine Einstülpung der äußeren Wand erfahren und sodann in der Medianebene über und unter dem Darme verschmelzen. Sehen wir uns nun auf diesen Process hin seine Figuren etwas näher an. Was zunächst das Perikardialbläschen selbst betrifft, so habe ich trotz forgfältigster Kontrolle es nie in anderer Form als in derjenigen des unteren Perikardialraumes auftreten sehen, an seiner oberen Wandung stets die kompakte Zellenmasse des späteren dorsalen Perikardialtheiles tragend. Ein Schnitt allein durch den unteren Theil geführt liefert natürlich ohne Weiteres ein einfaches Bläschen, wie es auch Ziegler in seiner Fig. 27 auf Taf. XXVIII darstellt. Das nächste Stadium würde nun die Einstülpung der äußeren Wand der Perikardialbläschen sein, wie seine Fig. 26 *B* auf Taf. XXVIII erläutert. Stadien, wie sie etwa meine Figg. 7 und 8 auf Taf. XXIX darstellen, mögen mit demselben identisch sein, wenn man sich erinnert, dass die beiden Bläschen je einer Seite bereits mit einander vor und hinter der Schnittebene verschmolzen sind, und so in der That bereits ein einheitliches Bläschen darstellen, welches an einer Stelle einen sich trichterförmig einsenkenden Zellenstrang besitzt, ganz wie es Ziegler angiebt. Da dieser Zellenstrang sich zuweilen schon sehr frühzeitig stark abflacht, so können über seinen Umfang, so namentlich über seinen Zusammenhang mit den gegenüberliegenden Wandungen leicht Täuschungen unterlaufen. Von nun an zeigen unsere beiden Darstellungen in Bezug auf die Abbildungen viel Übereinstimmendes, aber bei Ziegler ist die Perikardbildung nur die weitere Differenzirung eines ursprünglichen, primären Hohlraumes, bei mir ist sie eine konsequent von Anfang bis zu Ende durchgeführte Spaltung, welche eine Reihe von Hohlräumen schafft, die schließlich alle mit einander verschmelzen. Keinem dieser Spalträume kann eine besondere, phylogenetische Bedeutung, etwa die eines Vöterns, beigemessen werden, der erste auftretende Hohlraum ist eben so schon ein ganz specifischer, für einen bestimmten Theil des Perikards reservirter Raum, wie der zuletzt auftretende. Der ganze Verlauf des Spaltungsprocesses steht völlig unter dem Einflusse des späteren, fertigen Baues des betreffenden Organkomplexes. Es handelt sich also hier nur um ganz specielle, sekundäre, dem fertigen Bau angepasste Entwicklungsvorgänge, die durchaus in die Kategorie der frühzeitigen Sonderungserscheinungen einzuordnen sind.

Von vier Mollusken kennen wir bis jetzt eingehender die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalorganen, es sind dies Dreissensia[1], Cyclas[2], Paludina[3] und Limax[4], also zwei Muscheln, ein Prosobranchier und ein Pulmonate. Es verlohnt sich nun wohl, einen Blick auf diese vier Typen in ihrer Gesammtheit zu werfen, zu sehen, worin sie übereinstimmen, worin sie aus einander gehen.

Gemeinsam ist allen das Vorhandensein einer einheitlichen Primitivanlage, welche in sich die Elemente von Herz, Perikard, Niere und Genitalorganen enthält (mit alleiniger Ausnahme einiger sekundärer Ausführgänge). Diese Anlage ist scharf von allen übrigen Zellkomplexen zu unterscheiden, sie entsteht stets durch direkte Wucherung aus dem Ektoderm, nachdem die Form des Embryos in seinen wesentlichen Zügen bereits angelegt ist. Verschieden ist aber zunächst schon der Ort der Bildung dieser Anlage. Bei Dreissensia haben wir eine unpaare, in der Medianebene gelegene Anlage vor uns, ihre beiden Hälften liegen symmetrisch dorsal über dem Darme. Bei Cyclas und Paludina (nach Tönniges) ist die Anlage paarig, und bei Limax endlich ist dieselbe wieder unpaar, aber nicht wie bei Dreissensia symmetrisch, sondern asymmetrisch auf der rechten Seite gelegen. Der letztere Fall ist unzweifelhaft als sekundär entstanden anzusehen, das Auftreten der Asymmetrie des Schneckenkörpers, sowie die völlige Unterdrückung der Organe einer Seite sind die direkten Ursachen dieser Erscheinung. Weit schwieriger ist dagegen die Entscheidung, welcher der übrigen .Fälle als der ursprünglichere anzusehen ist, ob die paarige Anlage zu beiden Seiten des Darmes oder die unpaare in der Symmetrieebene des Körpers gelegene. Die Untersuchung zahlreicherer Formen wird unser Urtheil in dieser Hinsicht vielleicht mehr klären als rein theoretische Spekulationen.

---

[1] Joh. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Diese Zeitschr. Bd. LXIX. 1901.

[2] E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

[3] R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891. — C. Tönniges, Zur Organbildung von Paludina vivipara, mit besonderer Berücksichtigung des Perikardiums, des Herzens und der Niere. Sitzungsber. Gesellsch. Beförd. ges. Naturwiss. Marburg. 1899.

[4] Joh. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Die Larvenperiode. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

Weit bedeutender noch sind die Unterschiede in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Differenzirung der einzelnen Organe aus der gemeinsamen Primitivanlage. Bei Dreissensia trennen sich zuerst Niere und Herz-Perikardanlage, erst auf später Entwicklungsstufe treten dann endlich auch die Genitalzellen auf, welche ihre Zugehörigkeit zu dem betreffenden Komplexe durch ihre Abstammung vom Perikard dokumentiren. Ähnlich verhält sich Limax, wo ebenfalls zuerst Niere und Herz-Perikardanlage sich sondern, für die Geschlechtsorgane ist der Beweis ihrer Herkunft aus der gleichen Anlage bis jetzt noch nicht erbracht. Wieder anders stellt sich der Entwicklungsgang von Paludina dar, hier ist es das Perikard, welches sich zuerst absondert; aus ihm entstehen dann sekundär Niere, Herz und Genitalzellen, letztere jedoch weitaus am spätesten, ein Verhalten, in dem Paludina sehr stark an Dreissensia erinnert. Am differentesten von allen diesen Typen verhält sich Cyclas, hier sind es die Genitalzellen, welche zuerst auftreten, es folgen sodann die Nierensäckchen, und erst zuletzt differenziren sich Herz und Perikard. Eine Tabelle mag uns alle diese Verhältnisse nochmals vor Augen führen:

	Dreissensia	*Cyclas*	*Paludina*	*Limax*
Primivanlage	Unpaar. Symmetrisch	Paarig. Symmetrisch	Paarig. Symmetrisch	Unpaar. Asymmetrisch
Aufeinanderfolge der einzelnen Organe nach ihrer Differenzirung.	1) Niere 2) Herz u. Perikard 3) Genitalzellen	1) Genitalzellen 2) Niere 3) Herz u. Perikard	1) Perikard 2) Niere 3) Herz 4) Genitalzellen	1) Niere 2) Herz u. Perikard 3) Genitalzellen (?)

Während sodann nach der endgültigen Scheidung dieser drei Organkomplexe Niere und Genitalzellen ihrem späteren, specifischen Bau entsprechend sich weiter entwickeln, und alle Verschiedenheiten, die dabei auftreten, nur von untergeordneter, sekundärer Bedeutung sind und so ohne Weiteres ihre Erklärung finden, verhält es sich anders mit der Sonderung von Herz und Perikard, wesshalb wir diesen Komplex nochmals besonders besprechen müssen. Zwei Gruppen stehen sich hier gegenüber, von welchen die eine nur Paludina enthält, die andere Dreissensia, Cyclas und Limax umfasst. Bei Paludina kommt es zunächst zur Bildung eines weiten Perikardialsackes, in welchem sodann als eine Einfaltung der Herzschlauch sich anlegt (also unter gewissen Modifikationen ähnlich der Ziegler'schen Darstellung von Cyclas), bei den übrigen ist es eine fortlaufende Spaltung innerhalb einer zunächst einheitlichen Zellenmasse, die Herz- und Perikardwand scheidet. Von einem primären und sekundären Organe kann man desshalb hier eigentlich gar nicht reden, beide differenziren sich gleichzeitig durch ein und dieselbe Spaltung. Bei Dreissensia und Limax wird unzweifelhaft zuerst die Herzhöhlung gebildet, eben durch Umwachsung und Abschließung eines Theiles der Lymphräume des Körpers, die Perikardhöhle ist dagegen erst das Produkt der sekundär erfolgenden Spaltung. Bei Cyclas greifen beide Processe in einander, auch hier findet die Umwachsung eines Theiles der Lymphräume statt, — dass der Darm denselben durchzieht, ist hier für uns nur von ganz untergeordneter Bedeutung —, aber während diese Umwachsung noch im Gange ist, ja theilweise schon vor derselben findet gleichzeitig die Spaltung statt. Bei Paludina ist dann das Verhältnis gänzlich umgekehrt.

Zusammenfassend können wir also aus diesem Vergleiche den Schluss ziehen, dass wir bei allen bisher genauer untersuchten Mollusken (die Cephalopoden stets ausgenommen) als gemeinsame Grundlage der Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen eine durchaus einheitliche Primitivanlage anzusehen haben, welche sich scharf umgrenzt und unabhängig von irgend einem anderen Organsystem während der Ausbildung des Embryos aus der äußeren Zellwandung sondert und durch specielle Differenzirungen innerhalb ihres Zellkomplexes nach einander die einzelnen Organe zur Entfaltung bringt. Die Verschiedenheiten, welche sowohl in Rücksicht auf den Ort der Entstehung wie auf die zeitliche Differenzirung der einzelnen Organe auftreten, sind sicherlich auf einander zurückzuführen und als specielle Modifikationen anzusehen, welche ein einziger Grundmodus bei den verschiedenen Typen erfahren hat. Welches dieser ursprüngliche Grundmodus ist, wie die einzelnen Variationen desselben auf einander zurückzuführen sind, das lässt sich zur Zeit in allen Einzelheiten noch nicht mit Sicherheit feststellen. Wir bedürfen dazu einer weit größeren Zahl von Untersuchungen einzelner Formen, erst dann werden sich die Lücken innerhalb der phyletischen Entwicklungsreihe der Ontogenie von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei den Mollusken ausfüllen lassen; zeigen uns doch schon die wenigen, bisher bekannten Formen, dass ein unzweifelhafter Zusammenhang besteht. Und was für ein einzelnes Organsystem einer einzigen Thierklasse hier gesagt wurde, dasselbe wird auch seine Gültigkeit bei anderen Organen anderer Thierklassen haben, nicht starre Begriffe, sondern unendlich mannigfaltige und variable Vorgänge haben wir auch in den Erscheinungen der Entwicklung selbst vor uns.

Marburg (Hessen), August 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

ed, Enddarm;
g, Genitalzellen;
h, Herzkammer;
hn, Anlage von Herz, Perikard und Niere;
hng, Anlage von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen;
hp, Anlage von Herz und Perikard;
ls, Lebersäcke;
m, Magen;
n, Niere;
op, obere Perikardialhöhle;
s, Schale;
up, untere Perikardialhöhle;
vh, Vorhof.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Hälfte eines Querschnittes durch eine junge Larve von Cyclas. Die Anlage von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen ist im Entstehen begriffen. Vergr. 550.

Fig. 2. Dessgl., nur ein wenig älter. Vergr. 550.

Fig. 3. Querschnitt. Die gemeinsame Anlage beginnt sich völlig loszulösen. Erste Differenzirung der Genitalzellen. Vergr. 550.

Fig. 4. Querschnitt einer etwas älteren Larve. Die Genitalzellen sind scharf von der übrigen Anlage geschieden. Vergr. 400.

Fig. 5. Querschnitt. Neben den Genitalzellen differenziren sich die Nierenbläschen. Vergr. 400.

Fig. 6. Querschnitt. Beginn der Differenzirung von Herz und Perikard, Auftreten der unteren Perikardialhöhle. Vergr. 400.

Fig. 7. Querschnitt. Auftreten der oberen Perikardialhöhle. Aus zwei Schnitten kombinirt. Vergr. 400.

Figg. 8 u. 9. Querschnitte. Weitere Ausbildung der Perikardialhöhle und beginnende Verschmelzung der beiderseitigen Hälften. Vergr. 400.

Fig. 10. Querschnitt. Die Verschmelzung der Perikardialhöhlen von beiden Seiten ist dorsal wie ventral vom Darme eingetreten. Vergr. 400.

Fig. 11. Querschnitt. Perikard, Herz und Vorhöfe sind völlig ausgebildet, die Scheidewand zwischen Kammer und Vorhöfen ist durchbrochen. Aus zwei auf einander folgenden Schnitten kombinirt. Vergr. 400.

Die Innervation des harten Gaumens der Säugethiere.

Von

Dr. Eugen Botezat.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Czernowitz.)

Mit Tafel XXX—XXXI und 1 Figur im Text.

Der harte Gaumen der Säugethiere wurde, so weit mir die Litteratur über diesen Gegenstand bekannt geworden ist, in Bezug auf seine Innervation nur wenig untersucht. Namentlich ist es MERKEL[1], der sich besonders auch mit diesem Gegenstande beschäftigt hat; die Resultate seiner Untersuchungen sind aber so dürftig, dass es nothwendig schien, dieses Objekt mit Hilfe der neuen Nervenuntersuchungsmethoden zu prüfen. Die vorliegende Arbeit ist nun das Resultat meiner einschlägigen Untersuchungen, die sich insbesondere auf die Hauskatze, welches Thier mir in reichlicherer Menge zur Verfügung stand, erstreckten, und erhebt durchaus nicht den Anspruch auf Allgemeinheit, sondern soll vielmehr als eine vorläufige Mittheilung über die Innervation des harten Gaumens der Säugethiere angesehen werden. Ich habe bisher außer Felis noch Vesperugo, Talpa, Erinaceus, Canis, Mus und Sus untersucht, habe aber von diesen Thieren noch nicht so zweifellose Resultate erhalten, dass ich sie ausführlich in diese Arbeit einbeziehen könnte. Zwar erscheint auch das Resultat der Untersuchung des Katzengaumens noch nicht vollständig, da es mir bisher noch nicht gelungen ist gewisse terminale Körperchen in der Cutis aufzufinden; weil ich aber in Bezug auf die Endigung der Nerven meine Hauptaufmerksamkeit auf die Epidermis und die obersten Schichten der Cutis gelenkt habe, und die Befunde an diesen Stellen, wie ich glaube, so ziemlich erschöpft sind, so entschloss ich mich dieselben der Öffentlichkeit zu übergeben.

---

[1] FR. MERKEL, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880.

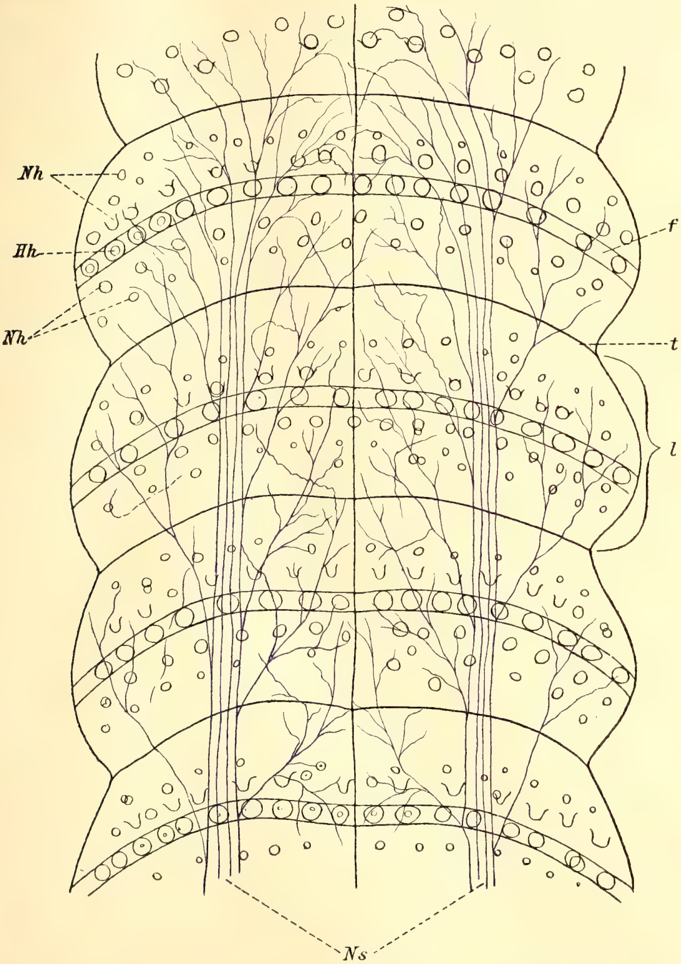
Ehe ich auf die Beschreibung des Verlaufes und der Endigung der Nerven im harten Gaumen eingehe, will ich mit kurzen Worten die Methode anführen, nach welcher ich diese Untersuchungen durchgeführt habe. Im Wesentlichen besteht sie in demselben Verfahren, welches DOGIEL[1] zur Untersuchung der HERBST'schen und GRANDRY-schen Körperchen angewendet hat.

Das zu untersuchende Thier wird mit einem Gemisch von Chloroform und Äther narkotisirt. Während der Narkose wird demselben rasch die Brustdecke entfernt und in die linke Herzkammer oder in die Aorta eine bis auf Bluttemperatur erwärmte 1%ige Methylenblaulösung in physiologischer Kochsalzlösung injicirt. Dieser Vorgang wird nach Bedarf auch mehrmals wiederholt. Es ist von Vortheil die Injektion mit einer kleinen Spritze auszuführen und dieselbe mehrmals auf einander folgen zu lassen, falls dies wegen der Größe des Untersuchungsthieres überhaupt nothwendig erscheint. Durch die Herzthätigkeit wird das Methylenblau bis in die feinsten Kapillaren hineingetrieben, und man erkennt die gelungene Injektion an dem Blauwerden der haarlosen Körperstellen, wie Fußballen, Schnauze etc. Ist dies eingetreten, so wird das Thier eine Zeit lang liegen gelassen, bis die Herzthätigkeit vollständig aufgehört hat. Dann wird die zu untersuchende Stelle — in unserem Falle der Gaumen — abgetragen, auf einen Objektträger mit der Innenseite nach oben gelegt und mit einer schwachen ($^1/_{10}$%igen) Methylenblaulösung behandelt. Zugleich wird eine Gaumenleiste abgetrennt, um durch dieselbe behufs Untersuchung (Färbung) der Nervenendigungen mit einem Rasirmesser Längs- oder Querschnitte zu machen. Diese werden ebenfalls mit der genannten Lösung behandelt, mit einem Uhrgläschen bedeckt in den auf Bluttemperatur erwärmten Thermostat gestellt, und der Gang der Nervenfärbung von Zeit zu Zeit bei schwacher Vergrößerung (etwa ZEISS B, Ocular 1) beobachtet. Sobald bei dieser Vergrößerung die Nervenfasern bis in das Epithel hinein deutlich zu sehen sind, kann das Verfahren unterbrochen werden. Nun werden die Schnitte direkt in 10%iges Ammoniummolybdänat hineingelegt, wo sie bis zum nächsten Tage verbleiben. Dann werden sie in destillirtem Wasser gewaschen, in successivem Alkohol entwässert, in Bergamottöl und Xylol aufgehellt und in Dammar-Xylol eingeschlossen. Etwa zu dick ausgefallene Schnitte werden aus dem Xylol mit Hilfe eines scharfen Rasirmessers in zwei bis drei Theile zerlegt, was sich um so leichter bewerkstelligen lässt, als die Stücke hart geworden sind.

---

[1] A. S. DOGIEL, Zur Frage über den Bau der HERBST'schen Körperchen und die Methylenblaufixirung nach BETHE, diese Zeitschr. Bd. LXVI, und die Beziehungen der Nerven zu den GRANDRY'schen Körperchen, ebenda, Bd. LXVII.

Indem ich nun zum eigentlichen Gegenstand schreite, glaube ich eine Beschreibung des Gaumens übergehen zu können, da eine solche schon von Merkel (p. 132—133) zur Genüge gegeben wurde. Im Speciellen kann jedoch bemerkt werden, dass die Firste einer jeden Gaumenleiste der Katze mit in einer Reihe angeordneten großen



Schema des Nervenverlaufes im harten Gaumen von Felis. *l* Gaumenleiste: *f* Firste derselben, *t* Thal zwischen zwei Leisten, *Hh* Haupthöcker, die Firste bildend, *Nh* Nebenhöcker an den Abhängen der Leisten, *Ns* die zwei Nervenstämme.

Höckern, welche ich der Kürze wegen Haupthöcker (Textfig. *Hh*, Taf. XXX, Fig. 2 *Hh*, Taf. XXXI, Fig. 3) nennen will, besetzt ist, und dass sich an den Abhängen der Leisten im Allgemeinen in je zwei zur Firste parallelen Reihen angeordnete kleinere Höcker, Nebenhöcker (Textfig. *Nh*, Taf. XXX, Figg. 1, 2 *Nh*, Taf. XXXI, Fig. 6) erheben. Die ersteren sind halbkugelig geformt, die Gestalt der letzteren ist entweder eben so (Fig. 2 *Nh*) oder aber etwas gestreckt und namentlich an den der Mundöffnung proximalen Abhängen etwas nach rückwärts gebogen, wodurch im Profil die in Fig. 6 wiedergegebene Form hervorgeht. Bei anderen Thieren sind die Gesammtleisten einfach, d. h. ohne Höcker.

1. Allgemeiner Verlauf der Nerven.

Der Gaumen einer jeden bisher untersuchten Säugethierart wird von einer sehr großen Nervenmenge versorgt. Überall ist die Vertheilung derselben eine regelmäßige; am regelmäßigsten bei Talpa. Hier treten vom weichen Gaumen her zwei parallel verlaufende starke Nervenstämme, deren jeder aus etwa 500—600 Fasern besteht, in den harten Gaumen ein, verlaufen nahe an der Gaumennaht und geben regelmäßig sich abzweigende Nervenstämmchen ab und zwar so, dass sich vom Stamme der rechten Hälfte die Seitenstämmchen nach rechts und von jenen der linken Hälfte nach links ausbreiten. In der Mitte, das ist zwischen den beiden Hauptstämmen, finden sich nur einzelne, unregelmäßig verlaufende Fasern. Die Abzweigung der genannten Lateralstämmchen geschieht nun so, dass sich über der Firste und über dem Thale einer jeden Gaumenleiste ein aus etwa 25 bis 30 Fasern bestehendes Stämmchen loslöst, in schräger Richtung nach links, beziehungsweise nach rechts verläuft und sich in einer gewissen Entfernung, in der Regel in vier dünnere Stämmchen theilt, welche oberhalb der nächsten Firste in zwei ungleich starke Theile zerfallen. Die stärkeren Äste krümmen sich nach abwärts und steigen in die Tiefe der Leiste, die schwächeren aber verlieren sich im jenseitigen Abhang derselben, indem sie dem Thale zustreben. Rechnet man mit diesen Thatsachen, so ergiebt sich die Gesammtzahl der Nervenfasern im harten Gaumen von Talpa, wenn man zehn Gaumenleisten annimmt, auf 1000 und darüber.

Abweichend davon ist das Verhältnis der Nervenvertheilung im Gaumen der Katze. Die zwei Hauptnervenstämme, welche aus dem weichen in den harten Gaumen eindringen, bestehen aus je 1500 bis 2000 Fasern, die nicht wie beim Maulwurfe je ein solides Bündel bilden, sondern es erscheint ein jeder Stamm aus, im Mittel, vier Bündeln zusammengesetzt, was in der Textfigur durch die vier parallel verlaufenden Längslinien, welche sich vorn vollständig auflösen, angedeutet sein will. Diese zwei Nervenstämme verlaufen etwa in der Mitte einer jeden Gaumenhälfte und geben Lateralzweige nach beiden Seiten in folgender Weise ab: Gegen die Gaumennaht hin entspringen Bündel in der Stärke von je 50—60 Fasern und zwar ziemlich regelmäßig ein Bündel über jeder Firste und ein zweites über jedem Thale. Diese streben in schräger Richtung der nächsten Gaumenleiste zu. Jedes Nervenbündel, das in der Höhe einer Firste seinen Ursprung nimmt, lässt sich etwa bis zur nächsten Firste und wohl auch etwas darüber verfolgen; eben so jedes Bündel, das in der Nähe eines Thales entspringt, bis zum nächsten Thale und etwas darüber hinaus. Dabei bleiben diese Bündel in derselben Gaumenhälfte; nur selten sieht man einzelne Fasern wie zufällig in die andere Gaumenhälfte hinübergreifen. Von diesen Bündeln zweigen sich in verschiedenen Höhen Ästchen ab, welche sich fast netzartig über das Gaumenfeld verbreiten. Sie verschwinden an verschiedenen Stellen des Gaumenfeldes, indem sie in die Tiefe dringen; ihr weiterer Verlauf kann erst an Längs- oder Querschnitten durch den Gaumen erkannt werden (Fig. 1, 2 *N*).

Außer diesen Fasern, welche das mittlere Feld versorgen, entspringen nach außen hin, das ist gegen den Gaumenrand zu, bloß über jeder Firste Nervenästchen in der Stärke der vorher genannten, welche eben so in schräger Richtung verlaufen, jedoch etwa über zwei Gaumenleisten hin verfolgt werden können, wobei sie sich im Weiteren ganz so wie die vorher erwähnten verhalten. Es erscheint somit ein jeder vom Nervenstamm nach außen gelegene Theil des Gaumens um die Hälfte spärlicher mit Nerven versehen als der innere, gegen die Mitte gelegene Theil.

Diese Ästchen, welche der Epidermis zustreben, verlaufen im Allgemeinen recht unregelmäßig, netzartig und verzweigen sich besonders stark unterhalb der Höcker. Ganz besonders instruktiv für diese Verhältnisse ist Fig. 2, welche einen Querschnitt durch einen Haupt- und einen Nebenhöcker darstellt. Man sieht deutlich, wie sich das Nervenästchen (*N*) unterhalb der beiden Höcker baum- oder strauchartig verzweigt. Je nach ihrem weiteren Schicksal lassen sich diese Auszweigungen in drei Gruppen unterscheiden: büschelförmig in die großen Cutispapillen (*Cp*) der Höcker hineindringende Fasern, Nervenfasern, welche bei *B*, *C* in die Epitheleinsenkungen eindringen und Nervenfasern, welche längs der Epithelgrenze (Basalmembran) verlaufen und in die kleinen Cutispapillen (*cp*) eindringen. Diese Auszweigungen führen zu den

2. Nervenendigungen.

Dieselben sind, so weit meine bisherigen Erfahrungen reichen, durchweg intraepithelial und lassen sich nach ihrer histologischen Beschaffenheit in zwei Abtheilungen bringen: freie Endigungen mit Terminalknöpfchen und Endigungen in Tastmenisken. Die Endigungen der ersteren Art kann man nach ihrer Lage in vier Kategorien eintheilen, und es ergiebt sich folgendes allgemeine Schema:

I. Nervenendigungen in Tastmenisken,
II. Nervenendigungen in Terminalknöpfchen:
  1) einfache Endigungen in den Menisken führenden Epitheleinsenkungen,
  2) einfache Endigungen in den gewöhnlichen Epitheleinsenkungen,
  3) einfache Endigungen in die gewöhnlichen Cutispapillen eindringender Nervenfasern,
  4) einfache Endigungen pinsel- oder büschelförmig in die großen Höckerpapillen eindringender Nervenfasern.

Ad I.

Die Tastmenisken sind überall dort vorhanden wo die sogenannten Merkel'schen Tastzellen zu finden sind. Dies ist eine Thatsache, welche schon von vielen Forschern insbesondere in der Schnauze des Schweines und den Tasthaaren der Säugethiere unzweifelhaft nachgewiesen wurde. Es lag nun sehr nahe, dass auch der Gaumen der Säugethiere, in welchem Merkel (l. c.) Tastzellen nachgewiesen hat, Tastmenisken enthalten müsse. Die Untersuchung des Gaumens bestätigte nun diese Annahme vollkommen. Ferner ist uns durch die Lage der Menisken in diesem Körpertheile ein weiteres Mittel an die Hand gegeben, womit man die Bedeutung der Tastmenisken als auf Druck reagirender Apparate und die Tastzellen als Druckübertragungsapparate feststellen kann. Über die Vertheilung der Tastzellen im Säugethiergaumen, an welche die Anwesenheit der Ranvier'schen Tastmenisken gebunden ist, spricht sich Merkel dahin aus, dass der vordere etwas modificirte Theil desselben von einer größeren Menge dieser eingenommen ist. Ferner sagt er: »Der mit Firsten versehene größere hintere Theil des Gaumens trägt nicht bei allen Species Tastzellen, ist er aber damit versehen, dann finden sie sich in allen Fällen entweder nur auf dem Gipfel der Firsten oder an deren vorderem sanft aufsteigendem Abhang. Die Thäler zwischen den Leisten und der hintere Abhang pflegen der Tastzellen zu entbehren.« Diesen Ausspruch kann ich wenigstens für die Katze nicht vollkommen bestätigen. Denn die Tastzellen liegen, wo sie vorhanden sind, in den Epitheleinsenkungen. Unterhalb der Firste (Höcker) der Säugethiere, welche ich untersucht habe, war immer tief hinabreichendes Bindegewebe und nicht Epithelgewebe zu sehen und zwar bei Thieren mit und ohne Höcker an den Gaumenleisten. Ich kann für die von mir untersuchten Thiere behaupten, dass sich unterhalb der Firste ihrer Gaumenleisten keine Epitheleinsenkungen und eben so keine Tastzellen, mithin auch keine Tastmenisken vorfinden. Vielmehr sind es Nervenendigungen anderer Art, über welche später die Rede sein soll, welche sich hier vorfinden und die im Firsten-, resp. Höckerepithel endigen. Diese Thatsache beweist sofort ein einziger Blick auf die Figg. 1, 2, 3, 6. Ferner kann ich es nicht als richtig hingehen lassen, dass nur der vordere Abhang der Gaumenleisten Tastzellen führt; denn wie uns Fig. 2 bei *C* und Fig. 6 belehren, existiren Tastzellen und Tastmenisken auch an dem hinteren Abhange (*r*) und mitunter, wie an dem Haupthöcker in Fig. 2 zu sehen ist, bloß am hinteren Abhange (*C*).

Dies über das Vorkommen der Tastzellen. Was die Anordnung derselben (Katze) betrifft, so scheint diese von der Gestalt der Gaumenhöcker abhängig zu sein. In den Haupthöckern finden sie sich in den Epithelzapfen vor, welche am Fuße des Höckers liegen; auch sind es nicht viele, sondern nur einzelne Zapfen, welche mit denselben versehen sind (Fig. 2 *C*). Sie sind unter einander fast parallel, dessgleichen sind sie im Allgemeinen mit ihren Breitseiten dem vorderen Höckerabhange parallel gestellt (Figg. 2 *C*, 5). An Längsschnitten durch die Gaumenleisten erscheinen sie nicht (Fig. 1), woraus erhellt, dass sie sich bloß im vorderen, resp. hinteren Theile derselben vorfinden.

In den Nebenhöckern der vorderen, sanft absteigenden Abhänge der Leisten sind sie analog denen in den Haupthöckern gelegen, und zwar so, dass immer ihre Breitseite parallel zur vorderen Oberfläche des Höckers ist, und befinden sich, wie dort, in der Nähe der Ursprungsstelle der in die Cutispapille aufsteigenden Nervenbüschel, so hier in der Nähe der Ursprungsstelle der aufsteigenden mehr pinselartig ausgebreiteten Nervenfasern (Figg. 2 *B*, 6). Ist die Oberfläche der Höcker mehr flach, dann sind die Tastzellen mit ihren Menisken mehr horizontal gelagert (Fig. 2 *B*), ist jene aber mehr gewölbt, dann liegen sie rückwärts fast senkrecht, vorn aber wieder fast horizontal zur allgemeinen Cutisausbreitung.

In den Höckern der hinteren Abhänge der Gaumenleisten scheinen Tastzellen und somit auch Tastmenisken nicht vorzukommen, da ich solche trotz ausgiebigster Imprägnation der Gaumen und guter Schnittfärbung mit Methylenblau an dieser Stelle nicht, oder wenigstens nicht unzweifelhaft vorgefunden habe. Einzelne mögen wohl vorhanden sein, aber so allgemein wie in den anderen Höckern ist ihr Auftreten in diesen nicht.

Ihrer Beschaffenheit nach sind diese Tastzellen jenen identisch, welche in der äußeren Wurzelscheide der Tasthaare und im Schweinerüssel vorgefunden wurden. Nach gut gelungener Imprägnation mit Methylenblau kann man an denselben eine körnige Struktur nachweisen, wobei die Körner blau gefärbt erscheinen (Figg. 4, 5, 7). Sie dürften den Tigroïdkörnern, welche DOGIEL in seiner Arbeit über die GRANDRY'schen Körperchen beschreibt, gleichzustellen sein.

Die Nervenfasern, welche sich zu den Tastzellen (*tz*) begeben, verlieren in der Nähe der Epidermisgrenze ihre Markscheiden und dringen als nackte Achsencylinder, wobei sie auch bedeutende Varicositäten aufweisen, in die Epithelzapfen ein, um sich an den Tastzellen schüsselförmig zu verbreitern und so die Tastmenisken (*tm*) zu bilden. Sehr oft bemerkt man, dass eine Faser mehrere Tastmenisken bildet, dann, wie dies SZYMONOWICZ[1] in der Schweineschnauze und ich[2] an den Tasthaaren beobachtet haben, dass sich einzelne Fasern tiefer in das Epithel begeben. SZYMONOWICZ beobachtete, dass diese Fasern eine Schleife bilden, was ich in meiner Tasthaararbeit widerlegte, wobei ich in einen anderen Fehler verfiel und solche Fasern allgemein als die letzten Enden der Menisken bildenden Nerven deutete. Fortgesetzte Untersuchungen über die Nerven der Säugethierhaare belehrten mich, wie in einigen anderen so auch in diesem Punkte, eines Besseren, worüber ich bei anderer Gelegenheit berichten werde. Was das vorliegende Objekt, den Gaumen betrifft, so dringen Achsencylinder als Fortsetzung der Tastmenisken in das Epithelgewebe ein und verlieren sich nach kurzem Verlaufe zwischen dessen Zellen; sie endigen alsdann allem Anscheine nach knopfförmig (Fig. 4 *tmf*). Die Beziehung der Tastmenisken zu den Tastzellen ist wohl eine innigere, als dies bisher angenommen wurde, da die ersteren als aus einander getretene Primitivfibrillen des Achsencylinders anzusehen sind, welche von einer größeren Menge Interfibrillärsubstanz gestützt werden und also ein schüsselartiges Gebilde formend, sich an die Tastzellen innig anschmiegen. Einzelne Fibrillen dringen in das Innere des Zellenleibes ein, um hier mit Terminalknöpfchen, also frei, zu enden, während sich die anderen wieder zu einem Achsencylinder vereinigen, um an der nächsten Tastzelle abermals in der genannten Weise einen Meniscus zu bilden. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen und schließlich liegt es sehr nahe, dass sich einzelne Fibrillen in das Epithelgewebe verlaufen und hier zwischen, beziehungsweise an den Zellen frei (mit Terminalknöpfchen) enden. Unzweifelhaft fällt es wegen der Subtilität dieser Gebilde sehr schwer einen klaren Einblick in dieselben zu gewinnen; namentlich gilt dies aber von den Fibrillen, welche im Inneren der Tastzellen endigen sollen. Ich glaube nämlich mit dem Immersionssystem solche sehen zu können, kann aber ihre Existenz nicht mit Bestimmtheit behaupten, da die Beobachtung in dieser Richtung durch die Anwesenheit der Tigroïdkörnchen, welche das ganze Innere der Tastzellen einnehmen und sich mit Methylenblau färben, gar sehr erschwert wird (Figg. 4, 5).

---

[1] W. SZYMONOWICZ, Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in Hautgebilden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XLV.

[2] E. BOTEZAT, Die Nervenendigungen an den Tasthaaren von Säugethieren. Ebenda. Bd. L.

Schließlich hätte ich noch eine kleine Bemerkung zu machen: In seiner Arbeit über die GRANDRY'schen Körperchen stellt DOGIEL die Vermuthung auf, dass sich in ähnlicher Weise wie um diese Körperchen auch überall dort, wo Tastzellen und Tastmenisken vorhanden sind, um dieselben herum eine besondere Art von Nervenfasern vorfinden müssten, welche die genannten Gebilde korbartig umflechten. Ich habe, seit ich diese Vermuthung DOGIEL's gelesen, mit großer Aufmerksamkeit die Sache in dieser interessanten Richtung verfolgt, habe an Schnitten, welche Thieren entnommen wurden, bei denen die Methylenblauinjektion sehr gut gelungen ist, die Nachfärbung mit der schwachen Lösung auf das genaueste bewirkt und unausgesetzt beobachtet, und dennoch ist es mir außer den schönen Bildern, von welchen etwa die Fig. 4 ein Beispiel liefert, nicht gelungen die von DOGIEL vermutheten Nervengeflechte zu finden. Erst, als ich bei der Korrektur der Tafeln Gelegenheit hatte ein feines Immersionssystem von WINKEL zu benutzen, beobachtete ich in dem Präparate, welchem die Fig. 4 entnommen ist, jene Thatsachen, welche durch die nachträglich hinzugefügte Fig. 7 wiedergegeben sein sollen. Um nicht unnöthige Störungen zu veranlassen, verweise ich auf die Erklärung dieser Figur. Da ich aber ähnliche Beobachtungen auch an Tastmenisken von Tasthaaren gemacht habe, so gedenke ich diese zusammen in einer besonderen Arbeit zu besprechen.

Ad II.

1) Gewisser terminaler Nervenfasern dieser Reihe, welche als Fortsetzungen jener Nerven erkannt wurden, die an der Bildung von Tastmenisken participiren, wurde bereits oben Erwähnung gethan. Außer diesen aber glaube ich in den Menisken führenden Epitheleinsenkungen freie Nervenendigungen verzeichnen zu können, welche von den Cutisästchen sich abspalten, und ohne Menisken zu bilden, direkt zu denselben führen (Fig. 4 *tf*) — diese Fasern liegen nämlich tiefer als die Tastmenisken; überhaupt sind die Figuren bei mehreren Einstellungen gezeichnet. — Die Fasern dieser Art dringen etwas tiefer in das Epithel ein, verzweigen sich wohl auch und endigen schließlich mit Terminalknöpfchen (Fig. 4 *tk*) zwischen, beziehungsweise an den Epithelzellen. Das Knöpfchen scheint, mit dem Immersionssystem betrachtet, eine Ausbreitung der Interfibrillärsubstanz zu sein, welche sich dicht an eine Zelle anlegt. Ob sich noch die Achsenfibrille am Ende zerfasert und diese Fasern in die Zelle eindringen, dies kann vermuthet werden, lässt sich aber durchaus nicht behaupten.

2) Von den Cutisästchen spalten sich in der Nähe der Basalmembran zwischen Cutis und Epidermis gewisse Nervenfasern, welche entweder direkt (Fig. 2 bei *Nh*) oder erst nach längerem Verlaufe längs der Grenze (Fig. 2, unterhalb *C*) gegen das Thal hin in die Epithelzapfen eindringen, in denselben entweder einen mehr geraden oder mehr gewundenen Verlauf nach abwärts, das ist gegen das Stratum corneum zu, nehmen. Diese Nervenfasern sind äußerst fein und nicht sehr varicös. Ich habe nicht beobachtet, dass sie sich theilen. Sie enden in derselben Weise wie die vorher angeführten.

3) Andere Nervenfasern, welche sich ebenfalls in der Nähe der Cutisgrenze von den Ästchen abspalten und wie die genannten alsbald ihre Markscheide verlieren, nehmen ihren Verlauf gegen die kleinen Cutispapillen (Fig. 2 *cp*), dringen in diese ein, verlaufen in

denselben fast gerade aus nach abwärts, begeben sich in die Epidermis und verlieren sich zwischen den Zellen derselben.

4) Ganz besonders charakteristisch für den harten Gaumen (Katze) sind aber jene Nerven, welche sich etwa pinselartig zerschlitzend ihren Verlauf durch die großen Cutispapillen der Nebenhöcker nehmen und namentlich jene, welche büschelartige Gebilde formend oder sich bäumchen- oder strauchartig verzweigend, durch die großen Cutispapillen der Haupthöcker ihren Weg nehmend, der Epidermis zustreben. Jene der ersteren Art (Figg. 1, 2 bei *Nh*, 6) zweigen sich von den Cutisästchen in der Nähe der Epidermis ab, theilen sich in die Papillen eingedrungen wiederholt und verlieren in diesen in verschiedenen Höhen ihr Mark. Gegen das Ende der Papillen zu werden sie sehr varicös und dringen alsdann in die Epidermis, um hier in der Nähe des Stratum corneum zerstreut liegende, freie Endigungen zu bilden.

Die Verzweigungen der zweiten Art sind jene, welche in Folge ihrer großen Menge — sie bilden nämlich unter allen Endverzweigungen die Hauptmasse — beim Färben der Schnitte auf dem Objektträger sich zu allererst und am besten tingiren. Sie nehmen die großen Cutispapillen der Haupthöcker ein und setzen sich aus mehreren Nervenbündeln, welche sich in verschiedenen Höhen unweit der Epidermis von den Cutisästchen abzweigen, zusammen (Fig. 2 bei *Hh*). Nachdem sie nun eine gewisse Strecke in der Papille verlaufen sind, zerfasern sie sich in einzelne, verschiedenartig, im Allgemeinen recht unregelmäßig sich hin und her schlängelnde Fäden, welche bald ihr Mark verlieren und sich sodann durch äußerst stark hervortretende Varicositäten auszeichnen (Fig. 3). Solcherart gelangen sie bis in die Nähe des Papillenzipfels. Hier werden sie in ihrem Verlaufe äußerst unregelmäßig. Nur selten gelingt es die eine oder die andere Faser, welche gerade besser hervortritt, eine weitere Strecke in die Epidermis hinein und eventuell bis zu den Enden, wenn ihrer mehrere sind, zu verfolgen. Überhaupt geschieht ein solches Verfolgen der einzelnen Fasern, falls es sonst möglich ist, nur bei ausgiebigster Verwendung der Mikrometerschraube, welche unausgesetzt hin und her gedreht werden muss. Die Fig. 3, welche diese Verhältnisse darstellen soll, ist dem Gesagten entsprechend, bei mehreren Fokaldistanzen gezeichnet worden. Es ist ein herrliches Bild, das sich dem Auge darbietet, wenn in einer solchen Papille recht viele Fasern vorhanden und diese wohl gefärbt sind. Man sieht dann einen förmlichen Wald von blauen, wirr durch einander verlaufenden, stark varicösen Fasern. In die Epidermis eingedrungen, zerfasern sie sich weiter und endigen in verschiedenen Höhen derselben bis an die Grenze des Stratum corneum mit oft recht stark entwickelten Terminalknöpfchen. Namentlich diese Endigungen sind es, welche auf mich den Eindruck gemacht haben als beständen sie aus aus einander getretenen Primitivfibrillen, welche vollständig von Interfibrillärsubstanz umhüllt, sich entweder sehr dicht an die Epidermiszellen anlehnen, oder vielleicht gar ein wenig in das Innere derselben eindringen. Übrigens sind, wie ich schon oben bei den Tastmenisken erwähnt habe, diese Verhältnisse wegen ihrer äußersten Subtilität einer genauen Beobachtung nur sehr schwer zugänglich, und spielen dabei noch andere Umstände eine derartige Rolle, dass es wahrscheinlich noch einer guten Zeit bedürfen wird, bis sie vollständig aufgeklärt sein werden. Vorläufig glaube ich mit Sicherheit erkannt zu haben, dass die Endigung dieser Nerven Knöpfchen sind, welche sich an die Epidermiszellen anlegen (Fig. 3 *tk*).

Diesen Nerven entspricht bei Thieren mit glatten Gaumenleisten die Hauptmasse der nervösen Endverzweigungen, welche in die Leisten büschel- oder strauchförmig eindringen, um eben so wie die genannten zu enden.

Endlich kann ich noch erwähnen, dass ich mehrmals einzelne, sich längs der Basalmembran hinziehende Fasern beobachtet habe, welche sich mehrmals theilten und so nicht weiter, oder nicht über die erste Zellenlage der Epidermis verfolgt verden konnten. Ob diese nun in ihrem weiteren Verlaufe durch den Schnitt unterbrochene Fasern sind, oder ob sie mit jenen Endigungen identificirt werden können, welche SZYMONOWICZ (l. c.) in der Schweineschnauze als »freie Endigungen an der Basalmembran« beschreibt, von denen er sagt, dass sie sich an jenen Stellen vorfinden, wo es keine oder nur wenige Tastmenisken giebt, dies vermag ich nicht zu beantworten, muss jedoch bemerken, dass auch ich diese Nervenverzweigungen an solchen Stellen beobachtet habe, wo sich keine Tastmenisken vorfinden. Weitere Untersuchungen werden mich über die richtige Auffassung in dieser Richtung, wie ich erwarte, gewiss belehren.

Damit wäre die Beschreibung der sensiblen Nervenendigungen im harten Gaumen der Hauskatze, mit denen im Wesentlichen auch die der übrigen Säugethiere übereinstimmen, erschöpft. Die Fasern, welche zu den Endigungen führen, entspringen alle denselben Ästchen, und dürfte daher in ihrer Funktion kein wesentlicher Unterschied bestehen. Die Tastmenisken sind gewiss Apparate, welche auf Druck reagiren, wofür, wie schon oben zu erwähnen Gelegenheit war, namentlich auch ihre Lage spricht. Denken wir uns nämlich auf die Oberfläche des Gaumens einen Druck ausgeübt, so wird sich dieser in den Höckern, da dieselben fast ausschließlich, wenn nicht etwas nach rückwärts gekrümmt (Fig. 6), so doch wenigstens am hinteren Abhange etwas steiler sind (Fig. 2), in etwas schiefer Richtung von vorn nach rückwärts fortpflanzen, so dass die Richtung desselben fast senkrecht auf die Breitseite der Tastzellen, respektive der Tastmenisken fallen wird.

An dieser Stelle dürfte es am Platze sein, dass ich meine in der Tasthaararbeit enthaltene Vorstellung von der Wirkungsweise der Tastmenisken (l. c., p. 164) berichtige. Danach bewirkt jeder Druck in den Epithelzellen eine molekulare Verschiebung, welche, von Zelle zu Zelle fortschreitend, sich auf die Tastzellen überträgt. In diesen werden sie möglicherweise in Folge der stark körnigen Beschaffenheit derselben verstärkt, wodurch die Enden der Fibrillen (Knöpfchen) beziehungsweise die Elemente des korbartigen Geflechtes gereizt werden.

Die zweite Art der Nervenendigungen, die Endigung in Terminalknöpfchen, dürfte sich in ihrer Funktion von der ersteren nicht wesentlich unterscheiden. Ein Unterschied besteht eben hauptsächlich in der »topographischen Lage«, wie sich schon MERKEL mit Bezug auf alle sensiblen Nervenendigungen der Wirbelthiere ausspricht. Da die freien Endigungen recht tief in das Epithel hineinreichen, ja einzelne sogar bis an das Stratum corneum gelangen, dürften sie am meisten (hauptsächlich) für Temperatur- und wohl auch chemische Reize empfänglich sein, wobei sie natürlich auch den Druck zu percipiren vermögen.

Schließlich fühle ich mich sehr angenehm verpflichtet, Herrn Professor Dr. CARL ZELINKA, in dessen Institute diese Untersuchungen durchgeführt wurden, und der mir in der zuvorkommendsten Weise zu jeder Zeit mit allen Hilfsmitteln des Institutes, sowie nicht minder in Bezug auf die Untersuchungen selbst mit Rath und That an die Hand ging, an dieser Stelle öffentlich meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Czernowitz, im August 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind nach Methylenblaupräparaten mit Hilfe der Camera lucida bei verschiedenen Fokaldistanzen und einer Tubuslänge von 160 mm entworfen worden. Die Nerven sind in denselben Farben dargestellt, in denen sie im Präparate erscheinen.

Es bedeuten durchwegs in den Figuren:

c, Cutis;
Cp, Cutispapille im Gaumenhöcker;
cp, gewöhnliche Cutispapille;
Ee, Epitheleinsenkung;
Hh, Haupthöcker;
N, Nervenästchen;
Nh, Nebenhöcker;
sc, Stratum corneum;
sm, Stratum Malpighii;
tf, Terminalfaser;
tk, Terminalknöpfchen;
tm, Tastmenisken;
tmf, Tastmeniskenfasern;
tz, Tastzellen;
tm + *tz*, Tastmenisken + Tastzellen.

Tafel XXX.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Gaumenleiste von Felis. Der Schnitt hat mehrere Nebenhöcker getroffen, und man sieht in einem jeden derselben die büschelförmig verzweigten Nervenfasern eindringen. Vergr. Zeiss, B, Oc. 1.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Gaumenleiste der Katze, welcher eine Haupt- und eine Nebenpapille getroffen hat. *v*, vorn, *r*, rückwärts. Vom Nervenästchen (*N*) zweigen sich unterhalb des Nebenhöckers (links *Nh*) mehrere Fasern ab, von denen einige bei *B* zu den Tastzellengruppen (*tz*) führen, andere sich pinselförmig verzweigend in der Cutispapille (*Cp*) nach aufwärts verlaufen, andere sich in die Epitheleinsenkungen begeben, um in den tieferen Schichten des Epithels (*tf*) frei zu enden, schließlich andere sich durch die kleineren Cutispapillen (*cp*) zum Epithel begeben. Endlich bemerkt man noch eine Faser (rechts) sich abzweigen, welche eine Strecke weit durch die Cutis, fast parallel zur Epithelgrenze, verfolgt werden kann. Rechts, unterhalb des Haupthöckers (*Hh*) sieht man, wie sich mehrere Fasern vom Ästchen (*N*) abzweigen, von denen sich drei in die große Cutispapille (*Cp*) hineinbegeben, andere bei *C* zur Tastzellengruppe gelangen, von denen dann mehrere Fasern an der Basalmembran (nach rechts) weiter verlaufen, wo sie verschwinden. Vergr. Zeiss, B, Oc. 1.

Tafel XXXI.

Fig. 3. *A* von Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. Man sieht die sich vielfach durch einander windenden stark varicösen Fasern, wie sie sich in das Epithel begeben, sich hier nach allen Richtungen ausbreiten und endlich in verschiedenen Höhen mit Terminalknöpfchen (*tk*) an den Epithelzellen endigen. Vergr. Reichert, homog. Immers. 1,15″ Apochrom., Oc. Zeiss 1.

Fig. 4. *B* von Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. Die beiden Epitheleinsenkungen sind bei zwei verschiedenen Einstellungen gezeichnet; es liegt daher in Wirklichkeit die eine höher, die andere tiefer. Die stark granulirte Masse (Tigroïdkörner) der Tastzellen erscheint mit Methylenblau gefärbt. Man sieht, wie eine Nervenfaser auch mehrere Tastmenisken (*tm*) bildet. Rechts sieht man

von den Tastmenisken einzelne Fasern tiefer in das Epithel eindringen und hier mit Endknöpfchen an den Zellen desselben endigen. Das zu oberst gelegene Terminalknöpfchen (*tk*) dürfte nicht einer Meniskenfaser entstammen. Vergr. Zeiss D, Oc. 3.

Fig. 5. *C* von Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. Eine Epitheleinsenkung mit Tastmenisken und den stark granulirten Merkel'schen Tastzellen. Vergr. Reichert, Apochrom. 1,15″, homog. Immers., Oc. Zeiss 1.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Gaumenleiste von Felis. Die Figur zeigt bloß eine nach rückwärts geknickte Nebenpapille (Nebenhöcker) des vorderen Abhanges der Leiste. *v*, vorn, *r*, rückwärts. Man sieht sowohl vorn als auch rückwärts an der Basis der Cutispapille (*Cp*) in den Epitheleinsenkungen Gruppen von Tastzellen mit Tastmenisken, welche auch hier eine regelmäßige Anordnung zeigen, so dass ein von vorn oben nach rückwärts unten gerichteter Druck die Breitseite derselben treffen würde. Außerdem sieht man die sich vielfach verschlingenden Nervenfasern, von denen sich einige zu den Tastmenisken, die meisten aber in die Cutispapille (*Cp*) begeben. Vergr. Zeiss B, Oc. 3.

Fig. 7. *B* von Fig. 2 bei noch stärkerer Vergrößerung. Man sieht wie die stark granulirten Tastzellen von einem mehr oder minder korbartigen Geflecht von stark varicösen Fasern, in denen die zuführenden Nerven übergehen, umgeben werden. Rechts und links sieht man, wie dieses Geflecht schwächer und mehr einseitig ausgebildet ist. Vergr. Winkel, homog. Immers. 1,8 mm, Apochrom. 1,35, Fluor-Syst., Oc. 3.

Kleinere histologische Mittheilungen.

Von

R. S. Bergh
(Kopenhagen).

Mit Tafel XXXII und XXXIII.

I. Zur Histologie der Larve von Aulastoma.

In meiner Habilitationsschrift[1] (1885) wurde es versucht, eine Schilderung des Baues der Aulastomen-Larve sowie der allgemeinsten Entwicklung des Blutegels in derselben zu geben. Während die Organogenese seitdem namentlich durch die Arbeiten von BÜRGER[2] hochgradig gefördert wurde, scheint sich um den feineren Bau der Larve in der verflossenen Zeit Niemand gekümmert zu haben nur; über den Bau der nahverwandten *Nephelis*-Larve hat FILATOW[3] eine kurze Mittheilung gegeben. Als ich in den zwei letzten Sommern wieder Gelegenheit hatte, zahlreiche Aulastomen-Larven zu untersuchen, gelang es mir, einige von mir früher gemachte Fehler — die übrigens den wesentlichen Inhalt meiner früheren Arbeit kaum berühren — zu berichtigen und außerdem verschiedenes Neue hinzuzufügen.

In den citirten Arbeiten stellte ich u. A. fest, dass die Epidermis der Blutegel-Larven (*Aulastoma*, *Nephelis*) eine vergängliche Bildung ist, und dass die Epidermis des erwachsenen Thieres sich innerhalb jener aus der äußersten Schicht der »Rumpfkeime« (Keimstreifen der Autoren) und der »Kopfkeime« (Scheitelplatte der Autoren) entwickelt. Diese Darstellung wurde in autoritativer und ironischer Weise von C. Rabl[1] für unrichtig erklärt, jedoch, wie dieser Autor zweifellos heute selbst bereitwillig wird zugeben müssen, auf Grund höchst oberflächlicher Untersuchung und wohl noch mehr auf Grund einer ganz dogmatischen Annahme; diejenigen Forscher, die sich eingehender mit der Sache beschäftigten (Kleinenberg[2], Bürger, Filatow), konnten meine Darstellung nur bestätigen.

---

[1] Die Metamorphose von Aulastoma gulo. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VII. 1885. p. 231 ff. — Vgl. auch: Über die Metamorphose von Nephelis. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885. p. 284.

[2] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. und Ontog. Bd. IV. 1891. p. 607 ff. — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894. p. 440 ff.

[3] Einige Beobachtungen über die Entwicklungsvorgänge von Nephelis vulgaris. Zool. Anz. 1898. p. 645 ff.

Den Bau der Larvenepidermis schilderte ich damals in folgenden Worten: »Die Epidermis oder das primitive Ektoderm, welche die allseitige, nur durch die Mundöffnung unterbrochene Begrenzungsschicht des Körpers bildet, ist ein einfaches Plattenepithel, bestehend aus sehr platten Zellen, deren gegenseitige Begrenzungen nicht sichtbar sind und nur durch ihre in verschiedener Entfernung von einander gelegene Kerne sich kund geben« (l. c. p. 236). Ich nahm also an, dass jedem Kern eine Zelle entspreche, und — da sehr zahlreiche, kleine Kerne vorhanden sind — dass die Larvenepidermis solchermaßen aus sehr vielen kleinen Zellen aufgebaut sei. In der That verhält es sich nun damit, wie Silberreaktionen zeigen, ganz anders.

Durch jede (gewöhnliche oder verfeinerte) Silberbehandlung lässt sich nämlich leicht die überraschende Thatsache nachweisen, dass die primitive Epidermis aus verhältnismäßig ganz wenigen, außerordentlich großen Zellen besteht. Die in ihren Grenzen hervortretenden, breiten Silberlinien treten so scharf hervor, dass sie schon bei gewöhnlicher Lupenvergrößerung unter dem Präparirmikroskop erkennbar sind. In Fig. 1 ist eine ganze Larve mit Schlund, Keimstreifen und durch Silber markirten Zellen der primitiven Epidermis dargestellt (die Urnieren sind nicht eingezeichnet). Bei einer solchen 2—3 mm langen Larve sind nur etwa 30 solche Zellen als Bestandtheile der primitiven Epidermis vorhanden; nur um den Schlundeingang finden sich noch zwei Kränze kleinere Zellen (Figg. 2—3), jeder aus drei bis fünf Zellen bestehend. Die großen Zellen sind zum größten Theil langgestreckt, so dass ihre längste Dimension etwa mit der längsten Dimension der Larve zusammenfällt; bei Betrachtung der Bauchseite sieht man, dass dieselben hier eine Länge von zwei Dritteln (oder noch mehr) des ganzen Keimstreifens erreichen können (Figg. 1—2). Es ist beachtenswerth, dass die jungen (embryonalen) Zellen des Keimstreifens sowie der »Kopfkeime«, so lange sie noch nicht in epithelartiger Weise ausgebildet sind, keine Silberlinien als Grenzen unter sich erkennen lassen; erst wenn die Bildung der neuen, definitiven Epidermis aus Keimstreifen und Kopfkeimen bis zu einem gewissen Punkt vorgeschritten ist, lässt sich durch Silber auch hier eine deutliche Mosaik nachweisen (Fig. 4), und die Rolle der Larvenepidermis hat dann in den betreffenden Regionen ihr Ende genommen: in der Fig. 4 sind die Zellgrenzen nur bis an die Mosaik der Kopfkeime, nicht (wie in früheren Stadien) über dieselbe hinweg zu verfolgen, und ganz eben so verhalten sie sich dem Keimstreifen gegenüber; mitunter sieht man die Grenzlinien der larvalen Epidermiszellen über dem hinteren, nicht aber über dem vorderen, weiter differenzirten Theil des Keimstreifens. Es macht entschieden den Eindruck, dass eine Sprengung und ein Auseinandergehen der großen Zellen stattfindet, wenn die definitive Epidermis sich als solche ausbildet.

---

[1] Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889. p. 196.

[2] Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886. p. 129.

Nachdem es gelungen war, die Zellgrenzen der larvalen Epidermis durch Silber darzustellen, versuchte ich auch, dieselben durch Maceration zu isoliren, und zwar gelang auch dies ohne irgend welche Schwierigkeit durch einstündige Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure oder mit einem Gemisch von 3—4 Theilen 30%igen Alkohols und 1 Theil 2%iger Essigsäure. Saugt man bloß Larven aus diesen Flüssigkeiten in eine Pipette auf, so fällt die Epidermis in große, längliche, äußerst dünne Platten aus einander (die Untersuchung ist in der Macerationsflüssigkeit, nicht in Wasser vorzunehmen).

Diese großen Zellen der Larvenepidermis sind mehrkernig; sie enthalten in späteren Stadien sogar ganz außerordentlich zahlreiche, kleine Kerne. Es geht dies schon aus einem Vergleich mit meiner älteren Arbeit hervor, in der ich in der Larvenepidermis sehr zahlreiche, kleine Kerne dargestellt habe; ich habe außerdem die Thatsache von Neuem bestätigt. Zugleich kann ich aber hinzufügen, dass die Vermehrung dieser Kerne in früheren Stadien durch Amitose stattfindet. Schon in Fig. 8 und in Fig. 14 meiner früheren Arbeit ist die paarweise Anordnung vieler der Kerne ersichtlich. Ich konstatirte wieder diese Erscheinung und fand, dass in der That in früheren Stadien biskuitförmige Einschnürung sowohl des Nucleus wie des Nucleolus öfters auftritt (Fig. 5); nicht ein einziges Mal ließ sich in der Larvenepidermis eine Mitose nachweisen. Die Gesammtheit dieser Befunde lässt sich wohl kaum in anderer Weise deuten, als dass Vermehrung der Kerne durch Amitose ohne nachfolgende Zelltheilung stattfindet, und ist dieses Ergebnis in guter

Übereinstimmung mit vielen Befunden anderer Forscher an ähnlichen vergänglichen Bildungen (z. B. BLOCHMANN's[1] an der Embryonalhülle des Skorpions).

Ich habe in meiner früheren Schrift den Fehler begangen, zwei Arten von Muskelfasern zu beschreiben, während es in der That nur eine Art giebt (die gröbere Art). Der Grund hierfür — eben so wie dafür, dass die äußeren Mündungen der Urnieren damals von mir nicht aufgefunden wurden (vgl. weiter unten) — liegt darin, dass ich fast ausschließlich gefärbte Präparate in Kanadabalsam untersuchte, und keine nähere Untersuchung in Wasser vornahm, somit in der That keine gründliche Untersuchung der Strukturen anstellte. Das, was ich damals als Längsmuskelfasern (und vom Hinterende ausstrahlende Fasern) auffasste, sind nun thatsächlich nichts Anderes als parallel laufende Leisten der primitiven Epidermis. Dass es sich nicht um Muskelfasern handelt, geht aus folgenden Umständen hervor: 1) die betreffenden Bildungen sind keineswegs scharf umgrenzt; namentlich sind ihre Enden mehr oder weniger verwischt; 2) sie lassen sich durch Maceration nie isolirt darstellen (im Gegensatz zu den echten Muskelfasern); 3) der optische Querschnitt derselben zeigt (Fig. 7), dass sie der Epidermis angehörig sind und weiter nichts als leistenartige Erhebungen derselben darstellen; 4) sie haben (auch im Gegensatz zu den wirklichen Muskelfasern) keine Spur von Muskelstruktur (fibrillärer Struktur) aufzuweisen. — Während die Kerne in den glatten Partien der Larvenepidermis rund sind, erweisen sie sich (Fig. 6) in den gefalteten (leistenartig erhobenen) Regionen als länglich: man sieht oft in jeder der Parallelleisten eine größere Anzahl solcher länglicher, hinter einander gereihter Kerne.

Wie früher von mir erwähnt, kommen die derzeit als Längsmuskelfasern gedeuteten Parallelleisten der Epidermis in topographisch recht bestimmter Anordnung vor. Worin der Grund dafür liegt, dass die Epidermis gerade an diesen bestimmten Stellen (entlang der Mittellinie des Rückens, um die Mundöffnung, zu beiden Seiten des vorderen Theils des Keimstreifens und am Hinterende der Larve) so gefaltet erscheint, das vermag ich nicht zu sagen.

Die echten Muskelfasern erscheinen als langgestreckte, mitunter verzweigte Zellen mit einfachem, großem, bläschenförmigem, rundlichem oder ovalem Kern und Kernkörperchen. Sie lassen eine sehr deutliche Scheidung in Protoplasma und kontraktile Substanz erkennen; namentlich an in der oben angegebenen Weise angefertigten Isolationspräparaten tritt der Gegensatz scharf hervor. Die blasse kontraktile Substanz ist deutlich fibrillär und liegt als breites, abgeplattetes Band der Larvenepidermis unmittelbar an; an der Innenseite derselben (an der von der Epidermis entfernten Seite) findet sich die dunkle, körnige Zellensubstanz (Protoplasma), welche den Kern enthält. Diese Substanz besitzt gewöhnlich nicht dieselbe Breite wie das kontraktile Band, sondern ist viel schmäler. Sie erstreckt sich auch bis gegen die Enden der Faser, ist aber um den Kern am reichlichsten vorhanden (Fig. 8 *a*—*c*). Diese Muskelzellen mit ihrer einseitig gelegenen kontraktilen Substanz erweisen sich also ihrem histologischen Charakter nach einem anderen (dem sog. nematoiden) Typus angehörig als die definitiven, »röhrenförmigen« Muskelzellen der Hirudineen.

---

[1] Über direkte Kerntheilung in der Embryonalhülle der Skorpione. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885. p. 480 ff.

Es finden sich nicht nur solche Muskelfasern als Hautmuskulatur, der Epidermis dicht angelagert, sondern es giebt auch noch eine nicht ganz geringe Anzahl von (verzweigten) Muskelfasern, die mit ihren Enden einerseits der Haut, andererseits dem Darm inserirt sind. Sie wurden früher von mir übersehen.

Schließlich habe ich noch über die Urnieren zu berichten. Ich habe früher ihre erste Entstehung verfolgt und dabei festgestellt, dass dieselben nicht, wie man früher meinte, durch Zusammentreten zerstreuter Zellen entstehen, sondern dass sie als Zellstränge seitlich aus dem Keimstreifen hervorsprossen, am freien Ende anschwellen, sich vom Keimstreifen ablösen und schließlich fast im ganzen Umkreis aus zwei Reihen von Zellen gebildete Ringe darstellen. Während die Zellen in früheren Stadien deutlich von einander abgegrenzt sind, werden ihre Grenzen, kurz nachdem die (intracelluläre) Kanalbildung angefangen hat, undeutlich und dies steigert sich bis zur völligen Unkenntlichkeit. Durch Untersuchung mittels der Silbermethode — als Reagens wurde ein Gemisch von 1%iger Salpetersäure und 1%iger Höllensteinlösung zu gleichen Theilen verwandt — lassen sich nun aber in dem voll entwickelten Organ in dem größeren Kanal (Hauptkanal) die Zellgrenzen sehr leicht darstellen. Sehr auffallend ist es, dass es mir nicht ein einziges Mal gelang, die Zellgrenzen in dem kleineren Kanal (Nebenkanal) nachzuweisen; es ist dieses Verhalten vielleicht analog demjenigen, dass es mir in den großen Segmentalorganen der Lumbriciden überall gelang, die Zellgrenzen durch Silber darzustellen, nie dagegen in den kleinen Organen bei den »Limikolen.« — Die in den Zellgrenzen im Hauptkanal der Urnieren liegenden Silberlinien (Fig. 9 *a*—*c*) erscheinen als sehr stark buchtige Ringe, und hat also hier jede Zelle die Form einer ziemlich dünnwandigen, nach beiden Enden scharf abgegrenzten Röhre; etwa in der Mitte jeder Zelle liegt ein ansehnlicher, bläschenförmiger Kern mit Kernkörperchen.

In meiner früheren Darstellung bin ich in denselben Fehler wie ROBIN und BÜTSCHLI für *Nephelis* verfallen, nämlich die Mündungen der Urnieren zu übersehen, was um so mehr bedauernswerth ist, als schon LEUCKART[1] für *Hirudo* (und FÜRBRINGER für *Nephelis*) sie richtig angegeben hatte. Nach einfacher Untersuchung in Wasser kann ich nicht nur die Existenz der Öffnungen bestätigen, sondern auch verschiedenes Detail über sie angeben. Die Mündung findet sich immer an der medialen Seite der ringförmigen Urniere am Ende eines kurzen Endkanals, der immer aus zwei nicht ganz deutlich von einander unterschiedenen Zellen besteht. Auffallenderweise ragt dieser Endkanal an den zwei vordersten Urnieren jeder Seite fast immer in das Innere des Ringes hinein, wogegen er an den zwei hinteren Paaren gewöhnlich außerhalb des Ringes vorspringt (ganz konstant ist diese nicht, sondern es kann z. B. an der zweiten Urniere der Endkanal nach außen, an der dritten nach innen vorspringen; doch sind das Ausnahmefälle). Zum besseren Verständnis dieser Verhältnisse habe ich in Figg. 14 und 16 zwei jugendliche Urnieren abgebildet; die jüngere (Fig. 14) gehört dem dritten Paar; die Kanäle sind noch nicht aufgetreten; der außen vorragende Zellstrang (in Fig. 13 noch einreihig) ist die Anlage der Mündungsröhre (des Endstücks). Fig. 16 gehört dem ersten Paare an; diese Urniere ist bedeutend älter: die Kanäle sind aufgetreten, aber noch nicht als Haupt- und Nebenkanal unterschieden. Die in das Innere vorspringende Röhre ist die Mündungsröhre, und zwar sind schon die zwei großen, blassen Endzellen mit ihren Kernen deutlich unterscheidbar.

An dem vollkommen ausgebildeten Endstück lassen sich immer die zwei großen Kerne und Kernkörperchen unterscheiden; ihre Lage kann übrigens etwas verschieden sein, bald näher, bald ferner von der äußeren Mündung (Figg. 17 und 18). Das Protoplasma dieser Zellen ist sehr eigenthümlicher Weise in zahlreiche, feine, zugespitzt endigende, körnige, pseudopodienähnliche Gebilde ausgezogen, welche sich innerhalb der larvalen Epidermis ausbreiten (Fig. 17 *a*). Mitunter finden sie sich an den Seitenrändern der ganzen Mündungsröhre, in anderen Fällen (*b*, *c*) nur in der Nähe der äußeren Mündung; nur in ganz vereinzelten Fällen vermochte ich sie gar nicht zu finden. Was diese Erscheinung zu bedeuten hat, lässt sich zur Zeit mit Sicherheit nicht sagen; doch dürfte es wahrscheinlich sein, dass hier ein Haftapparat vorliegt, mittels dessen die Urniere an die Epidermis befestigt ist. In ihrem ganzen Umkreis liegt die Urniere sonst ganz frei, und kann man oft Stücke derselben in der primitiven Leibeshöhle hin- und herschwingen sehen, wenn die Larve sich kräftig kontrahirt; nur an der Mündungsröhre ist sie festgeheftet, und wäre es desshalb wohl möglich, dass die pseudopodienartigen Gebilde zur Befestigung dienen. In einem jüngeren Stadium (Fig. 17 *d*), in welchem die Kanäle noch nicht ganz ausgebildet waren, sah ich einmal den Anfang der Bildung dieser Protoplasma-Ausläufer: dieselben waren hier ganz kurz und wenig zahlreich.

---

[1] Die menschlichen Parasiten. 1863. Bd. I. p. 697—698.

In welcher Weise mündet die Urniere nach außen? Ist die Mündung von den zwei eben erwähnten Zellen der Mündungsröhre oder von den großen Zellen der Larvenepidermis direkt umgrenzt? Um diese Frage zu entscheiden, mussten wieder Silberreaktionen angestellt werden. Die in dieser Weise erhaltenen Bilder sind zwar etwas variabel, lassen aber doch das Gemeinsame der Erscheinung keineswegs erkennen (Fig. 18 *a*—*i*). Die Urnierenmündungen können an der Grenze von zwei großen Epidermiszellen gelegen sein; weit häufiger bricht aber die Mündungsröhre in einer einzelnen Epidermiszelle mitten darin oder nahe am Rand durch, und zwar erstrecken sich immer beide Zellen der Mündungsröhre in die Epidermis hinaus; hier ist auch ihre gegenseitige Begrenzung sehr deutlich, wogegen ich sie in dem tieferen Theil der Mündungsröhre auch durch Silber nicht habe abgrenzen können. Die durch Silber ganz ausgefüllte (geschwärzte) Öffnung liegt mitunter mitten zwischen derselben, sehr häufig aber auch ganz am Rand, an dem einen Ende der Trennungslinie. Die Lage der Kerne in Relation zu den Silberlinien ist auch recht variabel; meistens sind die in die Epidermis hinaus sich erstreckenden Platten der Zellen der Mündungsröhre ungleich an Größe, wie aus den Figuren ersichtlich.

Es läge vielleicht nahe zu vermuthen, dass sich die Mündungsröhre aus dem Stiel herleitet, mittels dessen die Urniere ursprünglich mit dem Keimstreifen in Verbindung steht. Die jüngeren Stadien, die in Figg. 10—13 dargestellt sind, geben jedoch hierüber keinen entscheidenden Aufschluss, und es ist recht schwer, einen solchen zu erhalten, da die Bilder verschiedener junger Urnieren sehr variabel sind, und es nicht wohl möglich ist, eine und dieselbe Urniere während ihrer Entwicklung längere Zeit hindurch zu beobachten. — In Fig. 16 ist der ganze Verlauf des Urnierenkanals in einem jugendlichen Stadium erkennbar: man sieht sowohl den blinden Anfang wie die äußere Mündung. Haupt- und Nebenkanal sind hier noch nicht von einander schärfer unterschieden; später, in der voll ausgebildeten Urniere, zeigt der Nebenkanal oft kurze, blind endigende Verzweigungen (Fig. 19); der Hauptkanal zeigt manchmal perlschnurartige Anschwellungen, die oft so stark von einander abgeschnürt sind, dass es den Eindruck vortäuscht, als seien dieselben gar nicht mit einander in offener Verbindung. — Wie schon von LEUCKART angegeben, kommt bei den Hirudineen Flimmerung in keinem Theil der Urniere vor.

II. Darstellung der Zellgrenzen in den Segmentalorganen der Lumbriciden.

Bekanntlich bestehen die Segmentalorgane der Lumbriciden zum größten Theil aus »durchbohrten« Zellen; das Lumen ist also intracellulär. Nur am Trichter an der inneren Mündung findet sich ein echtes Flimmerepithel, und in der kontraktilen Endblase ist das Lumen intercellulär. Außerdem sind in dem weitaus größten Theil der Röhre keine Zellgrenzen sichtbar, und wird die Sache gewöhnlicher Weise so dargestellt, als seien die Zellgrenzen während ihrer Entwicklung verschwunden. So bemerkt noch in diesem Jahre VEJDOVSKÝ[1], dass »aus dem normalen Epithel (der Endblase) jene Zustände entstehen, wo die Zellgrenzen verschwinden und die Kerne in einer gemeinschaftlichen Protoplasmaschicht eingebettet erscheinen«. Und BENHAM[2], der eine sehr eingehende Untersuchung der Segmentalorgane anstellte, fand die Zellgrenzen nur in ganz einzelnen Theilen, vermisste sie aber im Trichterkanal, in der ganzen engen Röhre des Schlingentheils und in der Endblase; es ist dies um so auffallender, als er mittels Silberreaktionen die Zellgrenzen im Peritonealepithel der Segmentalorgane darstellte: dabei blieben ihm aber die so äußerst charakteristischen Silberlinien der Drüsenzellen in diesen

---

[1] Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900. p. 252.

[2] The Nephridium of Lumbricus and its Blood-supply; with Remarks on the Nephridia in other Chaetopoda. Quart. journ. of micr. sc. Vol. XXXII. (N. S.) 1891. p. 315.

Organen selbst unbekannt. Und so viel mir bekannt, hat auch sonst Niemand diese Zellgrenzen gefunden.

Es lässt sich nun in jedem einzelnen Theil der Segmentalorgane der verschiedenen Regenwurmarten (*Lumbricus herculeus*, *Allolobophora foetida*, *Allolobophora turgida* etc.) die Abgrenzung der Zellen durch Silberbehandlung mit größter Deutlichkeit nachweisen; nur thut man am besten, die Lösungen nicht zu kurz einwirken zu lassen. Schon ganz gewöhnliche Höllensteinbehandlung ergiebt manchmal hübsche Bilder; noch besser wirkte aber die von mir für die Untersuchung der Blutgefäße vielfach angewandte Mischung von 1 %iger Salpetersäure und 1 %iger Höllensteinlösung zu gleichen Theilen (bei fehlendem Sonnenlicht kann die Reduktion in Alkohol mit einem schwachen Zusatz von Ameisensäure vorgenommen werden; auch das FISCHEL'sche Silber-Ameisensäuregemisch lässt sich benutzen. Bei Anwendung dieser Untersuchungsmethoden ergiebt sich Folgendes.

An der Trichteröffnung präsentiren sich sehr schön die Grenzen der großen cylindrischen Flimmerepithelzellen als ziemlich gerade Linien; an der Dorsalseite des Organs kommen außerdem die sehr unregelmäßig gebuchteten Begrenzungslinien der Peritonealzellen zum Vorschein (Fig. 20). — In der vom Trichter entspringenden, kurzen, geraden Röhre stehen die Zellen wie in Fig. 21 dargestellt: es sind im Querschnitt meistens zwei Zellen vorhanden, die mit buchtigen Begrenzungslinien an einander stoßen (nur zwei seitlich gelegene Kerne sind dargestellt; die übrigen lagen oben oder unten). Sobald aber dieser Kanal in die enge Röhre des Schlingentheils übergeht, ändern sich die Verhältnisse. Wir finden hier die bekannten ring- oder röhrenförmigen Zellen; aber die bisher vermissten Grenzlinien derselben sind überall im hohen Grade komplicirt, es sind Ringe, die mächtige Aus- und Einbuchtungen aufweisen. In Fig. 22—24 ist eine Reihe von Bildern aus den verschiedenen Regionen der Röhre dargestellt. Fig. 22 stellt ein kurzes Stück der engen Röhre in der Schlinge *F* (BENHAM), Fig. 23 ein Stück der »Ampulle« (BENHAM) dar; in letzterer sind die Zellgrenzen geradezu labyrinthisch gewunden. In Fig. 24 *a*—*b* sieht man die Zellgrenzen in drei von den vier Röhren in der Schlinge *G* (BENHAM); die eine der engen Röhren hat einen sehr gewundenen Verlauf, und dem entsprechend stehen die ringförmigen, buchtigen Silberlinien bald in dieser, bald in jener Richtung; in den beiden anderen Röhren stehen sie mehr senkrecht zur Längsachse. Endlich in Fig. 25 sind vier Zellen mit ihren Grenzlinien von der frei verlaufenden weiten Röhre dargestellt, welche zur kontraktilen Endblase hinführt; in diesen Zellen sind auch die Kerne deutlich sichtbar.

In der Endblase findet sich ein echtes Epithel, bestehend aus sehr großen, abgeplatteten Zellen. Ihre Grenzlinien lassen sich durch Silber leicht darstellen (Fig. 26*a*; zum Vergleich sind in Fig. 26*b* bei derselben Vergrößerung die Zellgrenzen des Peritonealepithels abgebildet). Bei genauerer Betrachtung der Silberlinien im Epithel der Endblase sieht man, dass dieselben doppelt sind: eine stärkere und eine schwächere Linie begleiten sich immer (Fig. 26*c*). Es könnte diese Beobachtung die Vermuthung nahe legen, dass hier nicht nur am freien, sondern auch am basalen Rand der gegenseitigen Begrenzung der Zellen eine Substanz vorhanden ist, die auf das Silber reducirend wirkt (an den Flimmerzellen des Trichters ist sehr deutlich zu sehen, dass die Silberlinien am freien Rand der ziemlich ansehnlichen Zwischenräume der Zellen befindlich sind).

Es ist mir eine im höchsten Grade auffallende Thatsache gewesen, dass, während die Silberreaktion an den großen Segmentalorganen der Lumbriciden immer ganz leicht gelang, es mir nie und nimmer gelingen wollte, die Zellgrenzen in den kleinen Segmentalorganen der »Limikolen« deutlich zu machen. Zahlreiche Versuche mit den oben angegebenen Methoden wurden angestellt an *Nais*, *Chaetogaster*, *Tubificiden*, *Enchytraeiden*; doch war nie ein sicherer, positiver Erfolg zu verzeichnen. Ein einziges Mal sah ich bei einer Tubificide an einem einzigen Segmentalorgan ziemlich einfache Ringlinien, die möglicherweise Zellgrenzen sein konnten; aber auf einen so vereinzelten Befund unter so zahlreichen Versuchen kann ich kein rechtes Gewicht legen.

Kopenhagen, September 1900.

Nachtrag.

Herr Professor Ehlers hat die Freundlichkeit gehabt, mich auf eine soeben erschienene Arbeit von Boris Sukatschoff[1] aufmerksam zu machen, die mir zur Zeit, wo ich die obige Abhandlung niederschrieb, noch unbekannt geblieben war. Nach Einsicht derselben konstatire ich die höchst erfreuliche, sehr weitgehende Übereinstimmung in den Ergebnissen von SUKATSCHOFF und von mir in Bezug auf die Urnieren der Blutegel, und zwar dies sowohl in Bezug auf Beobachtung wie auf Deutung und Theorie.

---

[1] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. I. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 4. Heft. 1900. p. 618 ff.

SUKATSCHOFF hat die äußere Mündung der Urniere sowohl von *Nephelis* wie von *Aulastoma* beobachtet und seine Beschreibung der »Mündungsschleife«, namentlich der »Endblase« — ich schließe mich mit Vergnügen seiner Terminologie an — entspricht genau der meinigen. Die Zusammensetzung der Endblase aus zwei Zellen und die feinen, pseudopodienartigen Ausläufer ihres Protoplasmas schildert und zeichnet er genau; auch sieht er in denselben ganz eben so wie ich einen Befestigungsapparat. Er hat solche Ausläufer auch sonst stellenweise an den das Organ zusammensetzenden Zellen gefunden und hegt desshalb Zweifel an der Richtigkeit meiner früheren Angabe, dass »besonders der vordere Schenkel (der Urniere) hin und her schwingen kann«. Diese Beobachtung, die ich öfters an lebenden Larven in physiologischer Kochsalzlösung angestellt habe, ist indessen zweifellos richtig, und es handelt sich dabei nicht um kleine, sondern um ganz große, schon bei ganz schwacher Vergrößerung deutliche Schwingungen, die übrigens rein passiver Natur sind: durch die Körperkontraktionen hervorgerufen. Eben so, wenn SUKATSCHOFF noch einen kleinen Zweifel hegt, ob Flimmerung (welche er selbst niemals beobachten konnte) doch nicht in den Hirudineen-Urnieren vorkommt, so kann ich die Existenz derselben bestimmt in Abrede stellen. Mitunter gelang es mir, lebende Larven unter Deckglas und unter dem Objektiv D von ZEISS zu beobachten, und richtete ich meine Aufmerksamkeit besonders auf den blinden Anfang des Kanals; aber nie sah ich die Spur von Flimmerbewegung.

Darin, dass Anastomosen zwischen Anfangs- und Mündungsschleife nicht vorkommen, darin bin ich ganz mit SUKATSCHOFF einverstanden. — Die Variation in der Lage der Endblase — außerhalb oder innerhalb des Ringes — giebt SUKATSCHOFF auch an; nur hat er den von mir erkannten, ziemlich regelmäßigen Unterschied zwischen vorderen und hinteren Urnieren nicht erkannt, und dieser Unterschied erklärt eben seine Angabe, dass »in dieser Hinsicht die Endblasen jedes Urnierenpaares fast immer gleich sich verhalten«. Silberversuche hat er keine angestellt; dagegen hat er die Mündung auch an Schnitten nachweisen können (was ich unterlassen habe).

Erfreulich ist es mir, dass SUKATSCHOFF meine Ableitung der Urnieren der Blutegel von denen anderer Anneliden ganz annimmt:

sie wurde bisher fast gänzlich unbeachtet. SUKATSCHOFF führt in dieser Beziehung interessante Befunde von Verbindungen zweier Urnieren bei *Nephelis* an.

Schließlich sei nur noch bemerkt, dass aus der Fig. 6 von SUKATSCHOFF hervorgeht, dass er die Amitose in der Larvenhaut gesehen hat. Die Zusammensetzung dieser aus großen, vielkernigen Zellen scheint er aber nicht erkannt zu haben.

Kopenhagen, den 25. September 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Larve von *Aulastoma*, versilbert, mit Epidermiszellen, Schlund, Keimstreifen, von der rechten Seite. Unter dem Präparirmikroskop gezeichnet.

Fig. 2. Vorderer Theil der Bauchwand einer eben solchen Larve, nach Versilberung, stärker vergrößert (ZEISS AA, Oc. 1).

Fig. 3. Vorderer Theil der Bauchwand einer etwas älteren Larve, bei derselben Behandlung und Vergrößerung.

Fig. 4. Vorderer Theil der Rückenwand einer etwas älteren Larve mit den großen Zellen der Larvenepidermis und der kleinzelligen Mosaik der definitiven, aus den Kopfkeimen entwickelten Epidermis. Dieselbe Behandlung und Vergrößerung.

Fig. 5. Stück einer Epidermiszelle nach Essigsäure-Alkohol-Maceration. Man sieht die zu zweien gruppirten Kerne und einige Amitosen. ZEISS F, Oc. 1.

Fig. 6. Stück von der leistenartig erhobenen Larvenepidermis und Muskelfasern bei derselben Behandlung und Vergrößerung.

Fig. 7. Optischer Querschnitt eines Stückes Larvenepidermis und anliegender Muskelfasern. Dieselbe Behandlung und Vergrößerung.

Fig. 8*a—c*. Muskelfasern der *Aulastoma*-Larve nach Essigsäure-Maceration (F, Oc. 1). *a*, von der Fläche, *b*, von der Seite, *c*, optischer Querschnitt.

Fig. 9*a—c*. Stücke vom Hauptkanal der Urnieren, versilbert ($AgNO_3 + HNO_3$). Die Silberlinien finden sich dicht am Lumen. F, Oc. 1.

Figg. 10—16. Entwicklungsstadien von Urnieren. F, Oc. 1. Salpetersäure-Alkohol; Alaunkarmin. Figg. 10, 13, 14 gehören dem dritten, Figg. 11 und 15 dem zweiten, Fig. 16 dem ersten Paar an, über Fig. 12 fehlen mir diesbezügliche Notizen.

Fig. 17*a—c*. Mündungsstücke erwachsener Urnieren mit der äußeren Öffnung (*a* und *b* mit den angrenzenden Theilen der Urniere). Salpetersäure-Alkohol, Alaunkarmin. F, Oc. 1.

Fig. 17*d*. Mündungsstück einer etwas jüngeren Urniere mit anfangender Bildung von Ausläufern. Dieselbe Behandlung und Vergrößerung.

Tafel XXXIII.

Fig. 18 *a*—*i*. Mündungen von Urnieren mit den Mündungszellen, versilbert. In Fig. 18 *i* läuft die Grenze zwischen larvalen Epidermiszellen dicht an der Mündung vorüber; in Fig. 18 *h* in ziemlicher Nähe; sonst lagen die abgebildeten Öffnungen (mit den zwei Mündungszellen) mitten in einer Epidermiszelle drin (vgl. übrigens den Text). F, Oc. 1.

Fig. 19. Haupt- und Nebenkanal einer noch nicht ganz ausgewachsenen Urniere. Der Nebenkanal weist blinde Verzweigungen auf. Salpetersäure-Alkohol, Alaunkarmin. F, Oc. 1.

Fig. 20. Wimper- und Peritonealzellen des Trichters eines Segmentalorgans von *Lumbricus herculeus*, versilbert, von der Rückenseite. D, Oc. 1.

Fig. 21. Stück von dem engen, hinter dem Trichter folgenden, geraden Kanal, versilbert ($AgNO_3 + HNO_3$). F, Oc. 1.

Fig. 22. Stück der engen Röhre in der Schlinge *F*, versilbert. F, Oc. 1.

Fig. 23. Stück der Ampulle; gewöhnliche Silberbehandlung. F, Oc. 1.

Fig. 24 *a*—*b*. Stücke von der Schlinge *G*, versilbert ($AgNO_3 + HNO_3$). F, Oc. 1. Nur die drei Röhren sind angegeben.

Fig. 25. Stück der frei verlaufenden, nach der Endblase hinführenden weiten Röhre. Dieselbe Behandlung und Vergrößerung.

Fig. 26 *a*. Inneres Epithel der Endblase, versilbert ($AgNO_3 + HNO_3$). D, Oc. 1.

Fig. 26 *b*. Peritonealepithel der Endblase bei derselben Behandlung und Vergrößerung.

Fig. 26 *c*. Die Silberlinien im (inneren) Epithel der Endblase bei stärkerer Vergrößerung (F, Oc. 1).

Über die erste Entwicklung der Krähe (Corvus frugilegus).

Von

Professor **Paul Mitrophanow**
in Warschau.

Mit Tafel XXXIV u. XXXV und 3 Figuren im Text.

In der Einleitung zu meinen »Beobachtungen[1] über die erste Entwicklung der Vögel« habe ich darauf hingedeutet, dass die vergleichenden Angaben von der größten Wichtigkeit für die Lösung meiner damaligen Aufgabe waren, welche in der Bestimmung des normalen Verlaufs der ersten Entwicklung der Vögel und deren wesentlichen Elemente bestand (l. c. p. 158 u. p. 197). Nach dem ursprünglichen Plan der erwähnten Arbeit sollten diese vergleichenden Angaben ein besonderes Kapitel derselben bilden, da jedoch die endgültige Bearbeitung des letzteren die Erscheinung der ganzen Arbeit verspäten konnte, so habe ich beschlossen (l. c. p. 239) die betreffenden Beobachtungen separat zu veröffentlichen. Der nachstehende Artikel stellt einen Theil dieser Beobachtungen dar.

Das sich auf die Entwicklung der Krähe beziehende Material habe ich noch im Jahre 1893 und hauptsächlich im Jahre 1894 in Bessarabien gesammelt und endlich im Jahre 1899 ergänzt.

Vorläufig hatte ich schon seit langer Zeit die ersten Entwicklungsstadien studirt, konnte aber in Folge anderer Beschäftigungen sogar die wichtigsten von meinen Beobachtungen bis jetzt nicht veröffentlichen, obgleich ich schon öfters darauf hingedeutet habe. In den nächsten Zeilen spreche ich hauptsächlich von denjenigen meiner Beobachtungen, welche mir theilweise als Grundlage bei der Umarbeitung der primitiven Vorgänge in der Entwicklung der Vögel gedient haben.

---

[1] Anatomische Hefte, herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. Heft 39. 1899.

Was die Methode der Forschung betrifft, so gleicht sie im Allgemeinen derjenigen, welche ich vor Kurzem veröffentlicht habe (l. c. p. 197); trotz der langen Zeit hat sich das ganze Material in allen Hinsichten ausgezeichnet erhalten.

---

1) Das früheste von den von mir erlangten Entwicklungsstadien bietet die Keimscheibe, welche längs der Längenachse etwas ausgedehnt war (im Glycerin, vor dem Einschließen in Kanadabalsam, hatte die Keimscheibe, natürlich ungefähr, Ausmessungen von 1,8 und 1,5 mm; auf den Schnitten hatte der Längsdurchmesser nur 1,5 mm). Diese Keimscheibe bot ein Blastoderm, dessen noch von Dotterelementen überfüllte Zellen in ihrem mittleren Theile zwischen einander intercellulare Gänge und Spalten bilden, indem sie sich im Ganzen in ein kompaktes Polster anhäufen.

Es sondern sich etwas nur diejenigen Zellen ab, welche auf der Oberfläche liegen; die ganze Keimscheibe ist in den Dotter eingepresst (Taf. XXXIV, Fig. 1) und ihre größte Dicke erreicht etwa $^1/_6$ mm. Der auf dem Schnitte rechte Rand der Keimscheibe ist etwas dünner als der andere, welcher an Dotterkernen reich ist; letzterer muss augenscheinlich als der hintere anerkannt werden. Von der subgerminalen Höhle kann noch keine Rede sein, doch sondern sich auf der ganzen Ausdehnung die Elemente des Blastoderms ganz deutlich vom Dotter ab; die obenerwähnten intercellularen Räume, welche noch in allen Richtungen von intercellularen Brücken durchkreuzt werden, bieten augenscheinlich die rudimentäre Furchungshöhle.

2) Eine andere Keimscheibe derselben Größe (1,5 mm in allen Richtungen, auf den Schnitten), welche von außen keine Differenzirung bot, äußerte den inneren Kennzeichen nach eine höhere Entwicklungsstufe; nämlich: die Absonderung der Ränder ist deutlicher, wobei der hintere bedeutend dicker (etwa 85 μ) als der vordere (etwa 60 μ) ist; im mittleren Theile war die Keimscheibe etwa 45—50 μ dick und bedeckte die klar abgesonderte subgerminale Höhle, welche mit einförmiger, auf den Schnitten geronnener und schwach gefärbter Flüssigkeit gefüllt ist; auf der Grenze mit dem Epithelium befinden sich in dieser Flüssigkeit helle Vacuolen (Taf. XXXIV, Figg. 2 und 3). Die oberflächliche Schicht des Blastoderms hat einen epithelialen Charakter erworben, und stellenweise bemerkt man darin Einstülpungen, denen ich aber keine morpho-

logische Bedeutung zuerkenne; wahrscheinlich sind dieselben als Falten in Folge der Elasticität der Dotterhaut entstanden. Viel wichtiger ist hier der Umstand, dass näher zum hinteren Rande das Ektoderm als selbständige Schicht sich abzusondern anfängt (Taf. XXXIV, Fig. 3); es erscheint auf diese Weise eine sekundäre Furchungshöhle, welche unten von den Elementen des Dotterentoderms begrenzt wird; letzteres liegt auf der übrigen Strecke locker neben der oberen Schicht, ohne sich von derselben abzusondern, und bildet gleichzeitig eine Decke der subgerminalen Höhle (Taf. XXXIV, Figg. 2 und 3). Es ist bemerkenswerth, dass die Elemente dieser Keimscheibe verhältnismäßig an Dotterkernen sehr arm sind. Dieser Umstand, sowohl wie die starke, aber frühzeitige Entwicklung der subgerminalen Höhle deuten darauf hin, dass in diesem Falle der Keim, dessen allgemeines Wachsthum aufgehört hat, eine bedeutendere Komplikation der inneren Organisation bietet, als man es auf dieser Entwicklungsstufe gewöhnlich beobachtet: im Verhältnis zu der allgemeinen morphologischen Differenzirung, ist die histologische sichtbar vorausgeschritten.

3) Unmittelbar nach der ersten Keimscheibe folgt, dem Charakter der histologischen Komplikation nach, eine von regelmäßigen Umrissen, welche von außen keine sichtbare Differenzirung, außer einem helleren Flecken bietet, der im Centrum durchschimmert, in einer Richtung etwas ausgedehnt ist und als ein Kennzeichen der Richtung bei der Vorbereitung von Längsschnitten gedient hat. Aus den mittleren Schnitten ist es klar, dass die Keimscheibe einen Durchmesser von etwas weniger als 2 mm hatte; der erwähnte helle Flecken entsprach augenscheinlich der subgerminalen Höhle, welche sich zu bilden begann, und folglich entsprach die Richtung der Schnitte in der That der Längsachse, was durch den Unterschied im Bau der Ränder der Keimscheibe vorn und hinten vollständig bestätigt wird (Taf. XXXIV, Fig. 4); die Dicke des ersten beträgt etwa 60 μ, die des zweiten über 90 μ. Der histologische Charakter der Zellenelemente ist primitiv, sie sind ungleichmäßig groß, die Dotterkörner überfüllen sie; die intercellularen Räume sind nur in der Mitte der Keimscheibe auf der Grenze der subgerminalen Höhle etwas sichtbar. Ein Theil der Elemente erscheint hier in Gestalt von Dotterkugeln abgesondert, welche im Allgemeinen sich plattenartig anordnen. Diese Platte trennt auf diese Weise die subgerminale Höhle von der sekundären Furchungshöhle und bildet später das sogenannte Dotterentoderm. Die äußere Zellenschicht der Keimscheibe ist von

den übrigen wenig abgesondert und hat noch nicht den Charakter des cylindrischen Epitheliums.

4) Die weitere Differenzirung findet gleichzeitig mit dem Wachsthum der Keimscheibe statt, welches augenscheinlich von einer geringen Ausdehnung der letzteren in die Länge begleitet wird; so kann man wenigstens auf Grund des Studiums folgender Präparate schließen. Die ovoidförmige Keimscheibe war etwas über 2 mm (in Schnitten) lang; der hintere Rand wurde durch den größeren Dotterinhalt bestimmt. Aus den Längsschnitten ist es klar (Taf. XXXIV, Fig. 5), erstens, dass die subgerminale Höhle unter dem ganzen mittleren Theile der Keimscheibe in Form einer engen Spalte abgesondert ist; im Centrum berührt das Dotterentoderm unmittelbar den Dotter; zweitens, dass die Zellen von der Oberfläche sich als eine selbständige Schicht abgesondert haben, wobei sich zwischen derselben und dem Dotterentoderm eine Höhle gebildet hat (Taf. XXXIV, Fig. 5 *a*), welche auf dem Schnitte wie eine ziemlich breite und bestimmt begrenzte Spalte aussieht. Diese Höhle (sekundäre Furchungshöhle) sammt der subgerminalen sondern den mittleren Theil der Keimscheibe als hellen Fruchthof ab und den Rand als den dunklen Fruchthof, welcher, wie auf den vorhergehenden Präparaten, vorn dünner als hinten ist (etwa 100 μ und 140 μ). Der histologische Charakter der Elemente hat sich verhältnismäßig wenig verändert; dieselben sind eben so wie früher an Dotterkörnern reich; dessenungeachtet muss die oberflächliche Schicht unzweifelhaft schon als selbständiges Ektoderm betrachtet werden, dessen Elemente theilweise, besonders in der Mitte, den Dotter verlieren und einen typischen cylinderartigen Charakter erwerben; hier erreicht das Ektoderm seine größte Dicke (44 μ), während es in den Rändern doppelt dünner ist. Wenn man dieses Präparat mit den vorhergehenden vergleicht, kann man daraus schließen, dass die Absonderung des Ektoderms, als einer selbständigen Schicht, in den centralen Theilen der Keimscheibe beginnt und allmählich zur Peripherie fortschreitet; hier und da sieht man darunter Elemente des Dotterentoderms, theilweise in schwacher Verbindung mit dem ersteren, als Überbleibsel der früheren Verhältnisse.

5) Wenn man nach dem Studium in toto beurtheilt, bietet auch denselben Charakter die im Längsdurchmesser 2,5 mm betragende Keimscheibe (der Querdurchmesser ist etwas kleiner, gegen 2,25 mm); die mittlere Verdickung des Ektoderms sowohl, wie sein hinterer Rand, konnte bei diesen Bedingungen ganz genau bestimmt werden.

6) Das nächste Entwicklungsstadium bietet eine Keimscheibe mit regelmäßigem kreisförmigem Umriss, von 2,25 mm im Durchmesser. Die sekundäre Furchungshöhle (und damit auch der helle Fruchthof) hat sich etwas vergrößert und etwa 1 mm im Durchmesser erreicht; dabei ist jedoch eine große Veränderung im histologischen Charakter hauptsächlich der ektodermalen Elemente eingetreten, welche größtentheils dem cylinderförmigen Epithelium ähnlich geworden sind. Der vordere Rand des dunklen Fruchthofes ist etwa 0,40 mm, der hintere etwa 0,55 mm breit und bedeutend dicker als der vordere; seine größte Dicke beträgt 100 μ und die des vorderen 50—70 μ, wobei der letztere, außer in der obersten Schicht, an Dotterkörnchen sehr reich ist. Der hintere Rand dagegen besteht in bedeutendem Maße aus dotterlosen Elementen; daraus bildet sich eine Art Polster, welches sich nicht scharf vom Dotterentoderm absondert; letzteres bietet über der subgerminalen Höhle eine ununterbrochene Platte. Obgleich dieses Polster in diesem Falle als der am meisten differenzirte Theil der Keimscheibe erscheint, hat es in der ferneren Entwicklung keine morphologische Bedeutung; indem es den hinteren Rand des Blastoderms darstellt, welcher die Furchungshöhle begrenzt, hat es augenscheinlich seinen Charakter in Folge besonderer Bedingungen der Theilung des Eies und der Bildung der Höhle selbst erhalten. Das abgesonderte Ektoderm ist am meisten am mittleren Theile entwickelt und erreicht das Maximum seiner Dicke (34 μ) auf dem mittleren Längsschnitte in einer Entfernung von 0,2 mm vom vorderen Rande des hellen Fruchthofes; in derselben Entfernung vom hinteren Rande beträgt seine Dicke nur 20 μ. Die Zellen des Ektoderms, welches sich von den niedriger liegenden Zellen vollständig abgesondert hat, sind von Dotterelementen noch nicht ganz frei.

7) Die weitere Absonderung und Differenzirung des Ektoderms sehen wir auf der Keimscheibe, welche beim vorläufigen Studium folgende Ausmessungen gegeben hat: 2,7 mm Länge und 2,4 mm Breite; im Kanadabalsam veränderten sich diese Ziffern in 2,4 und 2,1 mm. Beim Studiren des Flächenpräparates (Taf. XXXIV, Fig. 6) konnte man den Rahmen des dunklen Fruchthofes (hinten 0,75 mm Breite) und den hellen Fruchthof (1,2 mm Länge) mit der stärker gefärbten mittleren Verdickung unterscheiden. Die Querschnitte zeigten, dass diese im Centrum des hellen Fruchthofes klar ausgedrückte Verdickung (40 μ) ihre größte Stärke näher zum hinteren Rande erreicht (65 μ); auf der Grenze des dunklen Fruchthofes übertrifft das Ektoderm nicht 20 μ (Taf. XXXIV, Fig. 7). An dieser Stelle haben seine

Zellen einen cylinderartigen Charakter, während dieselben in der Verdickung zusammengehäuft sind; überhaupt sind sie gänzlich ohne Dotterkörner. Die untere Oberfläche des Ektoderms ist ungleichmäßig; stellenweise bemerkt man darin Auswüchse nach der Seite des Dotterektoderms hin, welches über der, mit gerinnender, sich einförmig härtender und etwas vacuolisirter Flüssigkeit gefüllten subgerminalen Höhle eine Platte bildet.

8) Die Verdickung in der Form, welche auf dem vorhergehenden Präparat beschrieben ist, bildet für diese Entwicklungsstufe eine Ausnahme. Eine andere ähnliche Keimscheibe, welche die Umrisse eines Kreises mit einem Durchmesser von 2,4 mm hatte und beim Studiren in toto auch klar die Zerlegung in den hellen und den dunklen Fruchthof zeigte (Taf. XXXIV, Fig. 8), hatte auf den Längsschnitten folgende Struktur: die sekundäre Furchungshöhle und die subgerminale sondern sich klar im Gebiete des hellen Fruchthofes ab. Der dunkle Fruchthof ist hinten 0,56 mm breit bei einer Dicke von 120 μ, vorn 0,4 mm bei einer Dicke von 90 μ. Das Ektoderm ist im centralen Theile bis 45 μ verdickt, verdünnt sich aber in der Nähe des dunklen Fruchthofes bis auf 17 μ (Taf. XXXIV, Fig. 9). Dem histologischen Charakter nach nähert sich diese Keimscheibe der sechsten (in der Reihenfolge der Beschreibung); auch sind die Elemente des Ektoderms von den Dotterkörnern noch nicht ganz frei. In der Struktur des dunklen Fruchthofes beobachtet man entgegengesetzte Verhältnisse; der vordere Rand nämlich enthält trotz seiner geringeren Dicke weniger Dotterelemente und seine Zellen werden in Form eines Polsters ins Dotter eingedrückt. Augenscheinlich bietet folglich im oben angegebenen Falle die überwiegende histologische Differenzirung des hinteren Randes keinen speciellen Charakter. Wesentlichere Komplikationen im Ektoderm beobachtet man auf folgendem Präparate:

9) Die Keimscheibe (Taf. XXXIV, Fig. 10) hat eine ausgedehnte Form (die Durchmesser sind von 2 und 2,5 mm); der helle Fruchthof ist nicht scharf abgesondert; das Dotterentoderm ist von einem Rande und in der Mitte ausgefallen (Taf. XXXV, Fig. 1), und in Folge dessen ist die ektodermale Verdickung auch beim Studiren in toto bestimmt hervorgetreten. An einer Stelle desselben, gerade in der Mitte, ist ein Inselchen kaum sichtbar (Taf. XXXIV, Fig. 10 *p*), in welchem man eine Art Einstülpung beobachtete. Die Längsschnitte erwiesen, dass die Keimscheibe selbst die Umrisse eines Kreises hatte, und dass die Ausdehnung ihres Randes an einer Seite ihren Ursprung dem angeklebten Dotter verdankt (Taf. XXXIV, Figg. 10 und 11 *r*). Die

Dicke des Ektoderms längs den Rändern des hellen Fruchthofes beträgt etwa 25 μ; in dessen Mitte etwa 45 μ, im Gebiete des erwähnten Inselchens bis 60 μ, wobei man im letzteren von der Oberfläche wirklich eine schwache Einstülpung beobachten kann (Taf. XXXIV, Fig. 12). Augenscheinlich bietet dieses Inselchen die dem Primitivstreifen oder richtiger, dem Primitivknoten entsprechende Differenzirung. Den ferneren Ausdruck dieser Differenzirung, nur in etwas anderer Form, finden wir auf dem Präparate, welches erst nicht ganz normal zu sein schien.

10) Die Keimscheibe von runden Umrissen hatte einen Durchmesser von fast 3,5 mm; der helle Fruchthof betrug etwa 1,5 mm; er trat scharf im Rahmen des dunklen Fruchthofes hervor und bot klar die ektodermale Verdickung dar, welche vorn von einem dunklen Streifen (Taf. XXXV, Fig. 2), an den Seiten von einer Falte scharf begrenzt ist; an ihrem hinteren Rande sah man ein Inselchen (Taf. XXXIV, Fig. 13 *p*), welches, wie es sich aus den Längsschnitten erwies, ausschließlich dem Ektoderm gehört und hier unzweifelhaft den Primitivknoten ausdrückt.

Nach den Flächenausmessungen zu urtheilen schien es, dass dieses Inselchen sich am vorderen Rande des hellen Fruchthofes befinde, da an dieser Seite die Breite des dunklen Fruchthofes etwa 0,9 mm betrug; an der entgegengesetzten Seite erreichte dieselbe 1,1 mm; jedoch die Struktur des dunklen Fruchthofes auf den Schnitten und der Vergleich mit dergleichen Präparaten auf einer späteren Entwicklungsstufe ließen keinen Zweifel hinsichtlich der wirklichen Lage dieser Bildung.

Der obenerwähnte dunkle Streifen vor der ektodermalen Verdickung verdankt seinen Ursprung den Veränderungen im Dotterentoderm, welche auf späteren Entwicklungsstufen die Bildung der primitiven Dottergefäße verursachen. Die Dicke des Ektoderms längs den Rändern des hellen Fruchthofes beträgt etwa 17 μ, im größten Theile der mittleren Verdickung etwa 30 μ, erreicht jedoch im Knoten 80 μ und etwas mehr (Taf. XXXIV, Fig. 14). Indem dieser Knoten eine Bildung bietet, welche dem Primitivknoten der Säugethiere oder dem Primitivstreifen anderer Vögel gänzlich entspricht, zeigt er in diesem Falle keine weiteren Komplikationen. Es wird sich später erweisen, in wie fern derselbe für die Krähe als beständige Bildung erscheint, jedenfalls kann man glauben, indem man nach seinem Charakter und dem Umstande urtheilt, dass er nicht einzeln vorkommt, sondern schon auf einigen Präparaten beobachtet wurde[1], dass wir es nicht mit einer einfachen Monstrosität zu thun haben. Vielleicht entwickelte er sich nur bei besonderen Bedingungen, da im Gegensatz zum normalen der dunkle Fruchthof auf diesem Präparate vorn breiter als hinten ist.

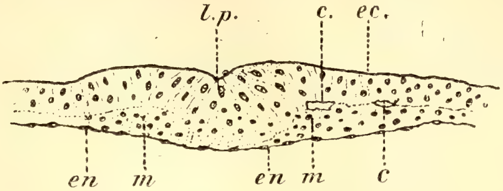
Zwischen dem soeben beschriebenen Präparate und den anderen von mir studirten ist kein Übergang in der erwünschten Reihenfolge der Komplikationen. Unzweifelhaft haben wir das volle Recht, in den oben beschriebenen Veränderungen des Ektoderms Vorbereitungsvorgänge zu erkennen, welche dem Erscheinen des Primitivstreifens vorangehen. Wenn man nach den Veränderungen urtheilt, welche wir von der Hühnerkeimscheibe beschrieben haben, ist dieses Erscheinen (l. c. p. 221) mit der Verlängerung des hellen Fruchthofes an der Seite seines hinteren Endes verbunden; bei der Krähe haben wir die ersten Zeichen dieser Verlängerung nicht bemerkt, wir hatten bis jetzt zur Verfügung nur Keimscheiben mit einem hinten bedeutend ausgedehnten hellen Fruchthofe, was auch mit dem bedeutenderen Umfange derselben und der sichtbar vorangeschrittenen inneren Differenzirung übereinstimmte.

11) Die ganze Keimscheibe, von nicht vollständig regelmäßigen Umrissen, hatte im Durchmesser etwa 5 mm; der helle Fruchthof ohne scharfe Grenzen (Taf. XXXIV, Fig. 15) war in die Länge ausgedehnt (2,3 mm), vorn erweitert (1,8 mm). Nach der allgemeinen Form des hellen Fruchthofes zu urtheilen, hatte sich hinten sein Auswuchs kaum gebildet, doch die innere Differenzirung weist auf die sich hier äußernden speciellen Komplikationen hin (Taf. XXXV, Fig. 3). In einer Entfernung von 0,2 mm von der vorderen Grenze des hellen Fruchthofes tritt die scheibenartige ektodermale Verdickung hervor, welche einen Durchmesser von 1,1 mm hat und fast den ganzen vorderen Theil des hellen Fruchthofes einnimmt. Von ihrem Centrum dehnt sich in der Schwanzrichtung der Primitivstreifen, im Ganzen auf einer Strecke von 1,3 mm und 0,75 mm hinter den Grenzen der mittleren Verdickung; es fehlen ihm 0,3 mm, um die hintere Grenze des hellen Fruchthofes zu erreichen, und vorn ist er klarer ausgedrückt, als am hinteren Ende.

Die Querschnitte dieser Keimscheibe zeigten, erstens, dass auf der ganzen Strecke das Dotterentoderm die Verdickung des Ektoderms eng berührt. Längs dem Rande, wo die Dicke des Ektoderms 20—30 μ beträgt, ist diese Schicht histologisch noch scharf abgesondert, da sie in Folge der Vacuolisirung der Elemente auf den Schnitten einen schaumigen Charakter besitzt. Näher dem Centrum, ungefähr auf dem halben Radius der mittleren Verdickung, unter dem Ektoderm und dasselbe eng berührend, beobachtet man schon eine Schicht des Mesoderms; seinerseits berührt dieses in Form einer dünnen Platte das Dotterentoderm. Auf diese Weise bildet sich aus allen drei Schichten eine ununterbrochene Platte, welche im Centrum der Keimscheibe 90 μ Dicke erreicht; es ist schwer die Grenzen zwischen den Schichten zu bemerken und nur im Gebiete der Primitivrinne, welche am vorderen Ende des Primitivstreifens kaum ausgesprochen ist, im Centrum der ektodermalen Verdickung, zwischen dem kompakten Ektoderm und dem loseren Mesoderm kann man spaltenartige Höhlen sehen (Textfig. 1 *c*). Die Einstülpung von der Oberfläche, welche der Primitivrinne entspricht, ist nur auf einigen Schnitten gut sichtbar; die unteren ektodermalen Elemente gehen hier in den Mesodermkeim ohne scharfe Grenze über; die Dicke des umgebenden Ektoderms bestimmt man an dieser Stelle mit etwa 50 μ.

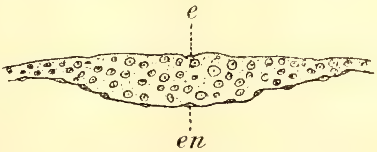
---

[1] Dergleichen Präparate hat in der letzten Zeit in meinem Laboratorium und aus meinem Material Herr Tur gemacht.



Textfig. 1.
Querschnitt durch die Keimscheibe der Fig. 15, Taf. XXXIV, ca. 100mal vergr. Die Lage des Schnittes ist auf der genannten Figur angezeigt. *l.p*, Primitivrinne; *ec*, Ektoderm; *m*, Mesoderm; *en*, Entoderm; *c*, spaltförmige Räume zwischen Ekto- und Mesoderm.

Im hinteren Theile der mittleren Verdickung beobachtet man zwischen den Keimschichten dieselben Verhältnisse, wie unmittelbar vor der Primitivrinne; d. h. die Grenzen zwischen ihnen sind so schwach ausgedrückt, dass man das Vorhandensein nur einer kompakten Zellenplatte annehmen kann; dasselbe kann man auch vom Theile des Primitivstreifens hinter den Grenzen der mittleren Verdickung sagen; kleine Höhlen bestimmen übrigens hier und da genauer die untere Grenze des Ektoderms; hinsichtlich des hintersten Endes des Primitivstreifens kann man nur von einer ektodermalen Verdickung in seiner ganzen Breite sprechen, welche unten ein Blatt des Dotterentoderms berührt (Textfig. 2). Auf Grund der



Textfig. 2.
Querschnitt durch den hinteren Theil des Primitivstreifens der Fig. 15, Taf. XXXIV, ca. 100mal vergr. *e*, ektodermale Verdickung; *en*, Entoderm.

angeführten Beschreibung stelle ich mir in folgender Weise die Entstehung dieser Keimscheibe vor: in normaler Weise fand erst die Absonderung des hellen Fruchthofes und darin die Erscheinung der mittleren Verdickung statt; letztere, welche augenscheinlich den Primitivknoten nicht ausgesondert hatte, erhielt eine gleichmäßig große Entwicklung auf ihrer ganzen Ausdehnung; aus ihrer Mitte hat sich ein verhältnismäßig breiter Primitivstreifen differenzirt, welcher nach hinten, hinter den Grenzen der mittleren Verdickung gewachsen ist und die in ihm vorhandenen primitiven Verhältnisse erhalten hat. Diese Verhältnisse sind aber folgender Art: das verdickte Ektoderm berührt unten das blattförmige Dotterentoderm; in der Folge, bei der Bildung der Einstülpung der Primitivrinne, ist der sich an dieser Stelle vom Ektoderm absondernde Mesodermkeim zwischen das Ektoderm und das Dotterentoderm eingedrungen, und dieselben Beziehungen haben sich ringsum verbreitet, wesshalb man alle drei Schichten auch außerhalb der Primitivrinne beobachtet. Letztere hat, wie gezeigt, eine unbedeutende Ausdehnung; jedoch deutet die Lage der Elemente im größten Theil des Primitivstreifens darauf, dass ihre Erscheinung daselbst vorbereitet war; das Mesoderm nämlich sondert sich im Gebiete des Primitivstreifens in zwei Streifen ab, so dass, wenngleich hier sich keine rinnenartige Einstülpung an der Oberfläche vorfindet, der ganze Primitivstreifen doch auf den Schnitten aus zwei Theilen bestehend erscheint, welche durch eine schwache Einstülpung seitens des Dotterentoderms schwach getrennt sind. Dadurch erklärt man sich bei der Beobachtung in toto die Umrisse des Primitivstreifens, welche doppelt erscheinen (Taf. XXXV, Fig. 3).

Die ansehnliche Entwicklung des Mesoderms und die enge Berührung aller drei Keimschichten bieten eine besondere Erscheinung für diese Entwicklungsstufe; nach der allgemeinen Größe der Keimscheibe zu urtheilen, kann man hier ein gewisses Hindernis in der inneren Entwicklung des hellen Fruchthofes annehmen; doch davon abgesehen hat sich hier der primitive Charakter der Komplikationen, welche auf die Bildung der mittleren Verdickung folgen und zur Bildung der Primitivrinne führen, klar genug bestimmt. Augenscheinlich erscheint hier als Ausgangspunkt dieser Komplikationen die mittlere Verdickung des Ektoderms und augenscheinlich richten sich diese auch vom Centrum zur Peripherie, anfangs in der Schwanzrichtung; die am meisten verwickelten Beziehungen, als die der Herkunft nach die frühesten, beobachtet man am vorderen Ende des Primitivstreifens; die einfachsten, als die ihrer

Erscheinung nach die spätesten, in seinem hinteren Theile. Die Veränderungen in der Form des hellen Fruchthofes entsprechen vollständig dem dargestellten Charakter der inneren Komplikationen; auf diese Weise kann das Präparat, welches wir beschreiben, ohne große Schwierigkeiten als ein natürlicher Übergang von den primitiven Komplikationen zu der klar ausgesprochenen Primitivrinne betrachtet werden, wie wir es auf den folgenden Präparaten sehen werden.

12) Die Keimscheibe entsprach ungefähr der Größe nach dem Alter der vorhergehenden; der helle Fruchthof war 2,25 mm lang. Das Präparat wurde skizzirt (Taf. XXXIV, Fig. 16) und dann in Längsschnitte zerlegt. Beim Studiren desselben in toto trat im birnenförmigen hellen Fruchthofe, den größten Theil desselben einnehmend, die mittlere ektodermale Verdickung hervor, welche vorn von einer Falte begrenzt ist, und hinten zwischen zwei Blasen eindringt, die sich zwischen dem Ektoderm und dem Dotterentoderm (Taf. XXXIV, Fig. 16 *ves*) gebildet haben, wie es zuweilen auf dieser Entwicklungsstufe auch in Hühnerkeimscheiben vorkommt[1]. In der Mitte der Verdickung beobachtete man auf einer kurzen Strecke die Primitivrinne, in einer Entfernung von 1 mm von der vorderen Grenze des hellen Fruchthofes.

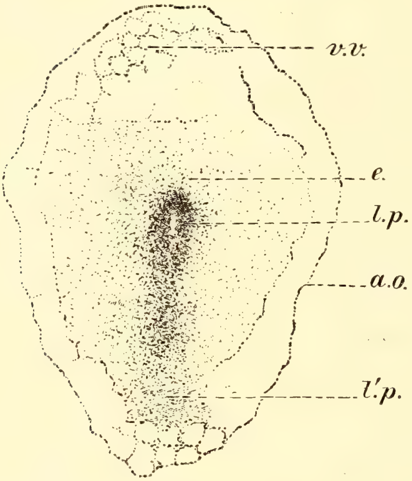
Die Längsschnitte, welche unter einem sehr kleinen Winkel zu der Hauptachse des Keimes gemacht worden waren, zeigten, dass im gegenwärtigen Falle schon alle drei Keimblätter vorhanden sind, aber in etwas anderen Verhältnissen als auf dem vorhergehenden Präparate; außer an einigen Punkten, von denen ferner die Rede sein wird, sind sie alle von einander abgesondert. Das Ektoderm, welches im Centrum, neben der Primitivrinne 45 μ erreicht, ist auf der ganzen Ausdehnung von den Grenzen des hellen Fruchthofes frei und steht in Verbindung mit dem Mesoderm nur auf dem Boden der Primitivrinne (Taf. XXXIV, Fig. 17 *l.p*) und vielleicht noch längs der mittleren Linie hinter derselben. Das Mesoderm, welches im Allgemeinen ziemlich bedeutend ist, dringt hinten zwischen den obenerwähnten Blasen ein, dehnt sich unter der ganzen ektodermalen Verdickung aus, nimmt vor der Primitivrinne die Chordaanlage in sich auf und fließt längs den Rändern mit dem Dotterentoderm zusammen, welches auch im Gebiete des Primitivstreifens eng daran liegt.

Im Vergleiche zu dem vorhergehenden Präparate bietet das, welches wir jetzt beschreiben, einen höheren Grad der Entwicklung, welches sich in der bestimmteren Form des hellen Fruchthofes, in der schärfer ausgedrückten Primitivrinne und in der Chordaanlage ausgedrückt hat. Die zwei letzteren Bildungen, welche den Anfang der weiteren morphologischen Differenzirung bieten, stammen gleichzeitig aus der Mitte des hellen Fruchthofes.

---

[1] P. Mitrophanow, Teratogenetische Studien. III. Archiv f. Entwicklungsmechanik. X. 1900. Taf. II, Fig. 3.

13) Fast auf derselben Entwicklungsstufe befindet sich das auf Fig. 4, Taf. XXXV (Textfig. 3), dargestellte und in Querschnitte zerlegte Präparat. Der Durchmesser der Keimscheibe beträgt etwa 5,5 mm; der ausgedehnte helle Fruchthof hat 2,5 mm in der größeren und 1,5 mm in der kleineren Ausmessung. Im Centrum der mittleren Verdickung trat deutlich die kurze Primitivrinne hervor (0,5 mm), welche von den Grenzen des hellen Fruchthofes vorn und hinten auf etwa 1 mm entfernt war. Im vorderen Gebiete des hellen Fruchthofes, theilweise auch an dessen hinterem Ende, schimmerte das Dotterentoderm durch, welches den Charakter eines Netzes erworben hatte. Schon früher haben wir auf dergleichen Veränderungen, an der vorderen Grenze des hellen Fruchthofes nämlich, hingewiesen (Präparat 10, Taf. XXXIV, Fig. 13; Taf. XXXV, Fig. 2). Die Schnitte boten das gewöhnliche Bild der Verhältnisse zwischen den Keimblättern. Die Primitivrinne war vermittels einer Einstülpung von der Oberfläche gerade auf jener Strecke gebildet, wo man sie beim Studiren des Präparates in toto beobachtete; jedoch dieselben Beziehungen des Ektoderms zum Mesoderm wie hier, und außer der Einstülpung von der Oberfläche, beobachtete man noch ungefähr auf derselben Strecke in der Schwanzrichtung; endlich und wieder auf ungefähr derselben Strecke im hinteren Theile, beobachtet man das Mesoderm nicht mehr als selbständige Schicht, und die Schnitte geben dasselbe Bild, wie jenes auf der Textfig. 2 (p. 465). Also hat sich auf diesem Präparate der



Textfig. 3.

Schema der Fig. 4, Taf. XXXV. *v.v*, Dotterschnüre im Gebiete der vorderen Sichel; *e*, mittlere ektodermale Verdickung; *l.p*, Primitivrinne; *a.o*, Kontouren des dunklen Fruchthofes; *l'.p*, hinteres Ende des Primitivstreifens.

Primitivstreifen fast bis zum hinteren Rande des hellen Fruchthofes gebildet und seinen primitiven Charakter in seinem hinteren Drittel beibehalten, im vorderen aber hat sich derselbe in die Primitivrinne verwandelt, von deren Boden nach vorn auf einer gewissen Strecke die Chordaanlage schon bezeichnet ist. Augenscheinlich haben wir hier die fernere Entwicklung der früher beschriebenen Komplikationen, welche nach dem oben angegebenen Plan stattgefunden haben; letzterer stimmt mit dem Charakter der primitiven Komplikationen überein, welche wir im Hühnerei beschrieben haben. Damit schließen wir einstweilen die Beschreibung der Entwicklung der Krähe.

Auf Grund des oben Angeführten können die Grundthatsachen der ersten Entwicklung der Krähe auf folgende Weise formulirt werden:

1) Das Blastoderm der Krähe in den soeben gelegten Eiern erlaubt die Achse des Keimes nach dem Dickenverhältnis seiner Ränder zu bestimmen: sein hinterer Rand hat die größte Dicke.

2) Das Ektoderm sondert sich als selbständige Schicht vor Allem in der Mitte der Keimscheibe ab, etwas näher zu seinem hinteren Rande.

3) Gleichzeitig mit der Absonderung auf der Peripherie erreicht das Ektoderm seine größte Dicke im mittleren Theile des Gebietes (34—44 μ und mehr), und verwandelt sich dann hier in eine jedes Mal anzutreffende ektodermale Verdickung; letztere sondert sich als eine Scheibe ab, welche etwas excentrisch nach der Seite des hinteren Endes des künftigen Embryos hin liegt.

4) Oft sondert sich in der Mitte dieser Verdickung ein Inselchen des stärker verdickten Ektoderms, der Primitivknoten, ab.

5) Die Mitte der ektodermalen Verdickung (oder der Primitivknoten, wo er vorhanden ist) erscheint als Ausgangspunkt der ferneren morphologischen Komplikationen, speciell des Primitivstreifens, welcher von hier aus in der Schwanzrichtung sich allmählich absondert. Sein vorderes Ende, als das dem Ursprunge nach früheste, ist immer klarer ausgedrückt.

6) Auf dieselbe Weise, vom Centrum der ektodermalen Verdickung ausgehend, bildet sich allmählich aus dem vorderen Ende des Primitivstreifens in der Schwanzrichtung auch die Primitivrinne.

Warschau, im Oktober 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren stellen die Keimhaut der Krähe (Corvus frugilegus) dar.

Allgemeine Bezeichnungen:

A, vorderer Rand des Blastoderms;
P, hinterer Rand des Blastoderms;
a, sekundäre Furchungshöhle;
a.o, dunkler Fruchthof;
a.p, heller Fruchthof;
bl, Blastoderm;
e, ektodermale Verdickung;
ec, Ektoderm;
en.v, Dotterentoderm (Fig. 15);
l.p, Primitivstreifen oder Primitivrinne (Fig. 16, 17);
m, Dotterballen;
m.en, Meso-Entoderm (Fig. 17);
m.v, Dotterhaut;
p, Primitivknoten;
sg, subgerminale Höhle;
v, Dotter;
vac, Vacuolen;
ves, Blasen unter dem Ektoderm.

Die Zahlen mit μ begleitet stellen die Dicke des Ektoderms in Mikromillimeter dar.

Tafel XXXIV.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt des Blastoderms sammt dem Dotter; ein heller Streifen unter dem Blastoderm stammt von der Bearbeitung des Präparates ab. Vergr. 22mal.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt mit der subgerminalen Höhle; durch das Sternchen (*) ist eine Stelle bezeichnet, welche auf der folgenden Figur vergrößert dargestellt ist. Vergr. 22mal.

Fig. 3. Ein Stück des Schnittes der Fig. 2 (da mit * bezeichnet); zwischen Ektoderm (*ec*) und Dotterentoderm (*en.v*) bildet sich eine schlitzförmige sekundäre Furchungshöhle; auf der Grenze der subgerminalen Höhle (*sg*) sieht man die Vacuolen (*vac*). Vergr. 104mal.

Fig. 4. Medianer Längsschnitt der Keimscheibe am Anfang der Bildung der subgerminalen Höhle und der sekundären Furchungshöhle. Vergr. 22mal.

Fig. 5. Ähnliches Präparat. 50mal vergr.

Fig. 6. Keimscheibe. 13mal vergr. Der Pfeil zeigt die Lage des Schnittes der folgenden Figur.

Fig. 7. Querschnitt der Keimscheibe der Fig. 6. 22mal vergr.

Fig. 8. Keimscheibe. 14mal vergr.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt der Keimscheibe der Fig. 8 (*NP*). 22mal vergr.

Fig. 10. Keimscheibe mit dem Primitivknoten (*p*), nach einer Photographie (Taf. XXV, Fig. 1). Ca. 20mal vergr.

ig. 11. Medianer Längsschnitt der Keimscheibe der Fig. 10. 22mal vergr.

Fig. 12. Ein Theil des Präparates der Fig. 11, welcher das Gebiet des Primitivknotens mit einer kleinen oberflächlichen Einstülpung darstellt. Ca. 100mal vergr.

Fig. 13. Keimscheibe. 10mal vergr. Zum Theil nach der Photographie (Taf. XXXV, Fig. 2). †, dunkler Streifen, welcher die Veränderungen im Dotterentoderm bezeichnet.

Fig. 14. Medianer Längsschnitt der Keimscheibe der Fig. 13. † bezeichnet dieselbe Stelle wie auf der Fig. 13. 22mal vergr.

Fig. 15. Keimscheibe mit dem Primitivstreifen (*l.p*). 10mal vergr. (Photographie des hellen Fruchthofes auf der Taf. XXXV, Fig. 3.) Linien zeigen die Lage der Schnitte der Textfigg. 1 und 2.

Fig. 16. Heller Fruchthof der Keimscheibe mit der Primitivrinne (*l.p*). 21mal vergr. Der Pfeil zeigt die Lage des Schnittes der folgenden Figur.

Fig. 17. Medianer Längsschnitt des Präparates der Fig. 16.

Tafel XXXV.

Photographische Aufnahme der Präparate in Kanadabalsam.

Fig. 1. Keimscheibe mit dem Primitivknoten. Vgl. Fig. 10, Taf. XXXIV. Vergr. etwa 20mal.

Fig. 2. Heller Fruchthof einer Keimscheibe der Fig. 13, Taf. XXXIV, mit großem Primitivknoten (*p*). Vergr. ca. 30mal.

Fig. 3. Heller Fruchthof der Keimscheibe der Fig. 15, Taf. XXXIV, mit dem Primitivstreifen. Vergr. ca. 23mal.

Fig. 4. Heller Fruchthof der Keimscheibe mit der Primitivrinne. Vergr. 24mal. Vgl. Textfig. 3, p. 468.

Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren.

Von

August Garbe,

prakt. Thierarzt in Groß-Lichterfelde.

Mit Tafel XXXVI und XXXVII.

Obwohl die Feststellung der Herkunft der Genitalzellen bei den Ctenophoren schon vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen ist, und namentlich nach CHUN's[1] sorgfältigen Untersuchungen über dieses Thema die Geschlechtszellen zumeist auf das entodermale Keimblatt zurückgeführt werden, so sah ich mich doch veranlasst, die nachfolgenden Untersuchungen über die Ableitung der Sexualzellen der Ctenophoren vorzunehmen, weil SAMASSA[2] in einer zuletzt erschienenen Schrift den Beweis für die entodermale Entstehung keineswegs erbracht sieht und die ektodermale Entstehung wiederum für nicht unwahrscheinlich erklärt. Bevor ich auf eine Untersuchung näher eingehe, gebe ich einen Überblick über die Entwicklung unserer Kenntnisse vom Bau und der Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren.

Historisches.

Von allen älteren Forschern sind die Geschlechtsprodukte vollständig übersehen worden, so gaben ESCHSCHOLTZ[3] im Jahre 1829 und PATTERSON[4] im Jahre 1835 ausdrücklich an, dass sie vergebens nach ihnen gesucht hätten. Die Autoren, welche zuerst über das Vorhandensein von Geschlechtsprodukten berichten, haben irrthümlicher Weise andere Organe als die Bildungsstätten derselben gedeutet.

---

[1] C. CHUN, Die Dissogonie. Festschrift zum 70. Geburtstag RUDOLF LEUCKART's 1892.

[2] P. SAMASSA, Über die Entstehung der Genitalzellen bei den Ctenophoren. Verhandlungen des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. V. Bd. 1. Heft. 1893.

[3] FR. ESCHSCHOLTZ, System der Acephalen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahlthiere. Berlin 1829. p. 17.

[4] ROBERT PATTERSON, On a species of Beroë found on the Nord-east Coast of Ireland. The Edinbourgh New philosophical Journal. Vol. XX. p. 26—37. Okt. 1835 bis April 1836. p. 34.

So hielt MERTENS[1] die Zellhaufen der Tentakelwurzel, welche er freilich mit Vorbehalt als Ovarien betrachtete und MILNE EDWARDS[2] die Leberstreifen, welche bei *Lesueuria vitrea* in der Längsrichtung des Magens verlaufen, für Sexualprodukte. Eine gleiche Beurtheilung haben von GRANT[3] auch die Cydippen erfahren: »the ovaries consisted of two lengthened clusters of small spherical gemmules of a lively crimson colour, extending along the sides of the intestine and stomach«. Indessen hatte MILNE EDWARDS[4] selbst bei der Beschreibung von *Beroë* im Anschluss an DELLE CHIAJE, welcher zuerst den Sitz der Geschlechtsorgane in die Gegend der Rippengefäße verlegte, mit Recht die Vermuthung geäußert, dass die blindsackförmigen Divertikel der Rippengefäße dieser Ctenophore die Träger der Geschlechtsorgane seien. Auch QUOY und GAIMARD[5] hatten bei einer *Beroë* den wahren Sitz der Ovarien vor Augen, wenn sie berichteten: »Nous avons vu des ovules logées dans les plus des lamelles branchiales.«

Einen wichtigen Schritt hatte KROHN[6] zu verzeichnen; derselbe berichtete über die Anwesenheit von Hoden und Eierstock bei Cydippen. Er schreibt: »bei *Cydippe* befindet sich unter jedem der acht Wimperkämme, welche aber nicht ganz bis an die vorderste Körperöffnung reichen, ein Eierstock, wie bei *Beroë*. Zu jeder Seite sah ich einen weißen Streifen verlaufen, welcher von der Gegend, wo die Kämme aufhören, mit dem Eierstocke und mitten über ihn zur vorderen Körperöffnung sich begiebt. Der Streifen besteht aus Spermatozoen mit rundlichem Körper und feinem Schwänzchen. Sind etwa die beroëartigen Acalephen hermaphroditisch?« Die bejahende Antwort auf diese Frage gab WILL[1], was wir aus seinen folgenden Zeilen ersehen: »Die Rippenquallen sind Zwitter. Ihre Geschlechtsorgane liegen an beiden Seiten der Rippen unmittelbar unter der Haut, und zwar so, dass an den Seiten, welchen sich die gleich langen Rippen zukehren, die Eierstöcke, an den gegenüberliegenden aber die Hoden sich befinden.« Denken wir uns also die Rippen weg, so liegen im Umfang des Thieres acht Hoden und acht Eierstöcke, abwechselnd je zwei Hoden und zwei Eierstöcke, oder man kann auch sagen, auf der Fläche der breiten, wie der schmalen Seiten liegen die Eierstöcke, auf den stumpfen Ecken aber, wo die Seitenflächen in einander übergehen, die Hoden. Die männlichen und die weiblichen Zeugungsorgane gleichen sich in der äußeren Anordnung und in der Form sehr, dennoch ist es nicht schwer, auch wenn man die Rippen von innen betrachtet oder nur Stücke derselben vor sich hat, mit bloßem Auge Eierstöcke und Hoden von einander zu unterscheiden. Letztere sind mehr weiß und opak, während in den Eierstöcken die Eier nie ganz opak werden, sondern nur einen weißen Rand bekommen und die Mitte ziemlich durchsichtig bleibt. WILL gab eine vollkommen richtige Darstellung von der Art, in welcher sich die Geschlechtsorgane auf die Rippengefäße vertheilen, jedoch beging er in so fern einen Irrthum, als er angiebt, dass die Geschlechtsdrüsen mit besonderen Ausführungsgängen in Verbindung ständen.

---

[1] H. MERTENS, Beobachtungen und Untersuchungen über die beroëartigen Acephalen. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg. S. VI. Tome II. p. 479—543. Mit 13 Tafeln. 1833. p. 485.

[2] M. H. MILNE EDWARDS, Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacés des côtes de la France. Annales des Sciences Natur. Zoologie. S. II. Tome XVI. p. 193—232. Mit 10 Tafeln. 1841.

[3] GRANT, On the nervous system of Beroë pileus and on the structure of his cilia. Transactions of the Zoolog. Society. Vol. I. 1835. (Citirt nach EIMER und PATTERSON.)

[4] M. H. MILNE EDWARDS, Note sur l'appareil gastrovasculaire de quelques Acalèphes Cténophores. Annales des Sciences Natur. Zoologie. S. IV. Tome VII. p. 285—298. Mit 3 Tafeln. 1857.

[5] QUOY u. GAIMARD, Voyage de l'Astrolabe. Tome IV. p. 40.

[6] A. KROHN, Über die männlichen Zeugungsorgane der Ascidien und Salpen. FRORIEP's N. Not. Januar 1841. Nr. 356. p. 49—53.

L. AGASSIZ[2] war in seinen ersten Veröffentlichungen nicht in der Lage, über die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren Mittheilung zu machen[3]; später fand er sie in der von WILL angegebenen Weise bei *Bolina alata* und *Idyia roseola*. Von letzterer Ctenophore gab er eine genaue Schilderung, in welcher er hervorhob, dass die Eier und Spermatozoen in Aussackungen der Rippengefäße entstehen und von hier direkt in den cölenterischen

---

[1] FR. WILL, Horae tergestinae oder Beschreibung und Anatomie der im Herbst 1843 bei Triest beobachteten Acephalen. Leipzig 1844. p. 39.

[2] L. AGASSIZ, Contributions to the Natural History of the Acalephae of North America. Prt. II. On the Beroid Medusae of the Shores of Massachussets in their perfect State of Development. Memoirs of the American of Arts and Sciences. Vol. IV. 1850 (p. 349 und p. 365).

[3] L. AGASSIZ, Contributions of the Natural History of the U. S. of America. Vol. III. Boston 1860 (p. 267, p. 279 und p. 284).

Apparat gelangen. Inzwischen hatten übrigens auch KÖLLIKER[1] und GEGENBAUR[2] die Darstellung WILL's in den wichtigsten Punkten bestätigt; dagegen stellten beide Forscher übereinstimmend die Existenz besonderer Oviducte und Samenleiter in Abrede. Nach KÖLLIKER, welcher *Owenia*, *Cydippe*, *Eschscholtzia cordata*, *Eucharis* und *Cestus veneris* untersuchte, bilden die Geschlechtsorgane unter den acht Rippen zwischen den Schwimmplättchen und dem Ernährungsgefäß kleine Schläuche, welche überall gleich weit sind und vorn und hinten blind endigen.

Abweichend von KÖLLIKER beschrieb GEGENBAUR bei *Owenia* und *Cydippe* die Geschlechtsorgane als Kapseln, welche nach innen von dem Lumen der Rippengefäße gegen die Leibesachse des Thieres zu liegen.

Etwa zehn Jahre später nach der letzten Abhandlung L. AGASSIZ' über die Geschlechtsorgane der Ctenophoren wies FOL[3] im Jahre 1869 die etwas modificirte Anordnungsweise der Geschlechtsorgane bei der *Cestide Vexillum parallelum* nach. Hier befinden sie sich an den Gefäßen des oberen Randes und zwar drei bis fünf Paare spindelförmige Geschlechtssäckchen an jedem der Gefäße. Dabei fiel es FOL auf, dass die reifen Spermatozoen dem Lumen der Gefäße abgewandt und die Spermatoblasten demselben zugewandt waren.

Unter den neueren Arbeiten sind hier nun noch zunächst die kurzen Bemerkungen CHUN's[4] zu berücksichtigen, welcher über die Lage der Geschlechtsorgane bei *Haeckelia rubra*, *Deïopea kaloktenota*, *Charistephana fugiens* und anderen Ctenophoren Mittheilung machte, und ferner sich mit Bestimmtheit für die Ableitung der Geschlechtsprodukte vom Entoderm aussprach. In seiner etwas später erschienenen Fauna und Flora von Neapel findet CHUN[5] auf Grund seiner Untersuchungen an *Euchlora*, *Cestus* und *Beroë* seine Auffassung bestätigt.

---

[1] A. KÖLLIKER, Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend anatomische Untersuchungen. II. Quallen. Diese Zeitschr. Bd. IV. p. 315—320.

[2] C. GEGENBAUR, Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. Archiv für Naturgesch. 22. Jahrg. Bd. I. p. 162—205. Mit 2 Tafeln. 1856 (p. 184).

[3] HERMANN FOL, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. Inaug.-Dissert. Berlin 1869.

[4] CARL CHUN, Die im Golf von Neapel erscheinenden Rippenquallen. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. I. p. 180—227. Mit 1 Tafel.

[5] CARL CHUN, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. I. 1880. p. 180—194.

Claus[1] sucht dagegen in seinem Lehrbuche es als wahrscheinlich hinzustellen, dass dieselben Ektodermprodukte repräsentiren.

Gleichzeitig mit der oben angeführten Veröffentlichung Chun's erschien im Jahre 1880 eine Abhandlung von Hertwig[2] über den Bau der Ctenophoren, in der er sich entgegen Chun's Ansicht mit Bestimmtheit für die ektodermale Entstehung der Sexualzellen ausspricht.

Hertwig sucht zunächst durch Untersuchung der *Callianira bialata* nachzuweisen, dass an den beiden flügelförmigen Fortsätzen des Sinnespols flimmernde Säckchen als grubenförmige Einsenkungen des Ektoderms längs der weiblichen Geschlechtsstreifen entstehen. Da diese Säckchen einen flaschenförmig verengerten Anfangstheil besitzen, so vermuthet er, dass sie sich von dem Ektoderm abschnüren und als »Genitalsäckchen« sich den Gefäßen auflagern. In dieser Vermuthung wird er durch das Auftreten von soliden Verbindungssträngen bestärkt, welche von den Genitalsäckchen zu dem Ektoderm hinziehen und nach seiner Auffassung den genetischen Zusammenhang zwischen letzteren und den ersteren andeuten. Das Epithel der mit einem Lumen ausgestatteten Genitalsäcke bildet weiterhin nur da, wo es dem Gefäßentoderm aufliegt, Sexualprodukte aus, während der dem Ektoderm zugekehrte und mit ihm durch Verbindungsstränge zusammenhängende Abschnitt steril bleibt. Der Hohlraum des Säckchens erhält sich als Genitalsinus in den Hodenfollikeln, obliterirt hingegen in den Ovarien.

Hierauf hat Chun[3] eine große Zahl von Jugendformen verschiedener Ctenophoren wie *Lampetia pancerina* Ch., *Euchlora rubra* Ch., *Veneris juv.* und *Beroë forskalii juv.* der eingehendsten Untersuchung unterzogen, ohne dass indessen in der Nähe der subventralen Gefäße auch nur eine Spur der genannten Säckchen sich hätte nachweisen lassen.

Bei Untersuchung von *Callianira bialata* D. Ch. jedoch fand Chun auch die von Hertwig beschriebenen Säckchen, erklärt aber, dass dieselben mit einer Bildung von Genitalprodukten nichts gemein haben. Seine Begründung entnehmen wir aus folgenden Zeilen: »Die Säckchen treten in genau derselben Zahl und Anordnung an genau derselben Stelle sowohl bei jugendlichen, unreifen Exemplaren, wie bei großen, in voller Geschlechtsreife befindlichen Individuen auf. Ich muss demgemäß auf das Entschiedenste in Abrede stellen, dass die flimmernden Säckchen sich abschnüren und als Genitalsäckchen in die Tiefe rücken.«

---

[1] C. Claus, Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl. Bd. I. 1879.

[2] Richard Hertwig, Über den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XIV. 1880. p. 385—396.

[3] C. Chun, Die Dissogonie. Festschrift zum 70. Geburtstage Rud. Leuckart's 1892. p. 77—108.

Nach diesen wohlbegründeten und berechtigten Ausführungen CHUN's erklärt SAMASSA[1], der auch die bei *Callianira bialata* auftretenden Genitalsäckchen mit der Entstehung der Geschlechtszellen in Verbindung bringt, dass er den Beweis für die entodermale Entstehung von CHUN keineswegs erbracht erachte, denn sie könnten eben so gut wie vom Entoderm, auch vom Ektoderm oder Mesoderm in die geschilderte Lage gekommen sein. Am Schlusse seiner kurzen Schrift bemerkt SAMASSA: »Wir stehen demnach, wie ich glaube, in der erörterten Frage noch genau auf demselben Standpunkte, wie nach dem Erscheinen der HERTWIG'schen Arbeit: ein Beweis für die ektodermale Entstehung der Geschlechtszellen bei *Callianira* kann nicht erbracht werden; es sprechen aber immerhin verschiedene Gründe dafür, andererseits ist bei anderen Ctenophoren über diesen Punkt bis jetzt nichts Sicheres bekannt. Ich halte es für nothwendig, auf diesen Stand der Frage nachdrücklichst hinzuweisen; denn es ist gewiss nichts misslicher, als wenn — wie dies im vorliegenden Falle durch CHUN geschieht — eine Frage als erledigt dargestellt wird, die noch vollkommen unentschieden ist.« In seiner im Jahre 1898 erschienenen Schrift rügt nun CHUN[2] mit Recht in treffender Weise die unbegründeten Angriffe SAMASSA's. CHUN hat *Callianira bialata* nochmals einer eingehenden Prüfung unterzogen und hält es auf Grund seiner Untersuchungsergebnisse für ausgeschlossen, dass die Säckchen mit der Produktion von Geschlechtszellen in irgend einem Zusammenhange stehen. Unter Anderem illustrirt CHUN durch die Abbildung eines Querschnittes, »dass sämmtliche ektodermalen Säckchen an allen in die Zipfel eintretenden Gefäßen auf geschlechtlich thätige Gefäßpartien stoßen«. Weiterhin führt er aus, dass das Epithel der Säckchen von jenem der unterliegenden Keimzellen auffällig abweicht.

Bevor ich mit der Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse beginne, möchte ich nicht verfehlen, meinem hochverehrten Lehrer

---

[1] P. SAMASSA, Über die Entstehung der Genitalzellen bei den Ctenophoren. Abdruck aus den Verhandlungen des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. V. Bd. 1. Heft. 1893.

[2] CARL CHUN, Die Ctenophoren der Plankton-Expedition 1898.

Herrn Professor Dr. SEELIGER für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, sowie für die liebenswürdige Überlassung des Materials und für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank abzustatten.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf Larven von *Pleurobrachia rhodopis*, die im Jahre 1895 von Herrn Professor Dr. SEELIGER in Triest gesammelt waren, und von *Pleurobrachia pileus*, die bei Helgoland gefischt wurden.

Mit der Beschreibung der Technik will ich nicht ermüden, da sie nichts Neues bietet. Bemerken möchte ich jedoch, dass das in Sublimat konservirte Material die histologischen Details weitaus besser erkennen ließ, als das mit Formol und Osmiumsäure behandelte. Sodann möchte ich noch hervorheben, dass ich die beste Färbung bei Stückfärbung mit Boraxkarmin erhalten habe, während alle möglichen anderen Farbstoffe selbst bei der peinlichsten Kontrolle bald zu wenig und bald zu stark färbten. Eigenthümlich ist es, dass speciell die Geschlechtsprodukte der Triester Larven in ganz kurzer Zeit den Farbstoff sehr intensiv aufnahmen.

Pleurobrachia rhodopis.

1) Die jüngsten Larven, die mir zur Beobachtung gelangten, und bei denen bereits die Anlage der Geschlechtsorgane zu konstatiren war, maßen 0,5 mm. Bei einigen noch kleineren Larven war noch keine Spur von Geschlechtsanlagen vorhanden. Bevor ich zur Beschreibung der Geschlechtsprodukte schreite, halte ich es für erforderlich, der Ausbildung der Gefäße Erwähnung zu thun, da diese bekanntlich mit denselben in engster Beziehung stehen. Der Trichter ist auf diesem Stadium so schmal, dass er sich nur durch etwa drei 5 μ dicke Schnitte erstreckt. Aus diesem Trichter, der sich etwas unter der Mitte befindet, entspringt in der Transversalebene auf jeder Seite ein Gefäßstamm, der sich nach oben und unten ausbreitet[1]. Während der aufsteigende Ast in der Höhe des Sinnespols blind endigt, thut dies der absteigende Stamm in der Nähe des oralen Poles. Jeder Hauptstamm nimmt bei seinem Austritt auf dem Querschnitt durch eine Larve fast die Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks an, dessen Basis sich beinahe an das Ektoderm anlehnt und dessen Spitze dem Trichter zugekehrt ist (Fig. 1). Das Lumen des Gefäßes ist hier im Vergleich zu älteren Stadien sehr groß und

---

[1] Die Orientirung ist so gedacht, dass der Sinnespol nach »oben«, die Mundöffnung nach »unten« gekehrt erscheinen.

beträgt in der Trichterebene 0,09 mm und in der Magenebene 0,11 mm. Die bei dem Austritt aus dem Trichter auf dem Querschnitte dreieckig erscheinenden Gefäße vertauschen diese Gestalt in ihrem Verlaufe allmählich mit einer runden, so dass sie an ihren distalen Enden auf dem Querschnitte fast kreisrund erscheinen. Von allen übrigen Gefäßen war bis auf die Anlage der Magengefäße noch nichts zu konstatiren.

Während Chun nun in seiner Abhandlung über die Dissogonie besonders hervorhebt, dass ohne Ausnahme bei sämmtlichen Jugendformen vier Meridionalgefäße in ihrer ganzen Ausdehnung zu Zwitterdrüsen umgebildet seien, die reife Eier und Samen producirten, fand ich bei den jüngsten Stadien von *Pleurobrachia rhodopis* überhaupt nur zwei Meridionalgefäße und demgemäß auch nur zwei Zwitterdrüsen angelegt.

Allerdings führt auch Chun an, dass er von mehr als 200 Exemplaren von *Bolina hydatina*, die er seinen Betrachtungen zu Grunde gelegt hat und die er genau auf dieses Verhalten hin geprüft, öfters Individuen mit zwei Zwitterdrüsen fand. Er bezeichnet dies als abnormale Bildungen und führt die Entstehung solcher Halbformen auf mechanische Einflüsse zurück, welche, wie Sturm etc., zur Trennung der locker zusammenhängenden Furchungskugeln führen. Als Begründung führt Chun noch an, dass er die Halblarven am häufigsten nach stürmischen Tagen auftreten sah. Durch die Trennung der beiden ersten Furchungskugeln wird nach ihm deren Entwicklung nicht aufgehoben, sondern es bildet jede isolirte Furchungskugel einen in der Sagittalebene halbirten, bilateral gestalteten Embryo aus, welcher nicht nur existenzfähig ist, sondern nach dem Verlassen der Eihülle sogar geschlechtsthätig wird. Chun führt dann über die weiteren Schicksale der Halblarven an, dass im Laufe der Metamorphose die fehlende Hälfte der Larvenorgane regenerirt wird. Über diese Regeneration berichtet Chun: »Zunächst betrifft diese Regeneration das Magengefäß der fehlenden Hälfte, welches ich schon frühzeitig bei einigen Halblarven ausgebildet fand. Weiterhin knospen aus dem Trichter die zu den fehlenden Meridionalgefäßen sich ausziehenden Stämme, oberhalb deren dann fein angelegt die vier neuen Rippen auftreten. Der Magen mündet, wie es für Halblarven charakteristisch ist, seitlich und fast auf der Mitte des Körpers nach außen aus.« Seither sind diese Beobachtungen von mehreren Seiten[1] im

---

[1] Vgl. besonders Driesch und Morgan, Archiv für Entwickelungsmechanik. Bd II. 1895.

Wesentlichen bestätigt, in manchen Einzelheiten allerdings auch bestritten worden, und es darf als eine feststehende Thatsache erachtet werden, dass eine jede der beiden ersten Blastomeren des zweizelligen Furchungsstadiums, wenn durch Schütteln oder andere mechanische Einwirkungen eine Trennung der Zellen erreicht wird, zu einer gewisse Eigenthümlichkeiten zeigenden Larve sich auszubilden im Stande ist.

Die von mir untersuchten Larven von *Pleurobrachia rhodopis* verhalten sich in Bezug auf die von Chun geschilderten Organisationsvorgänge ganz abweichend. Der Magen mündet nicht, wie es Chun für Halblarven als charakteristisch bezeichnet, seitlich und fast auf der Mitte des Körpers nach außen, sondern wie bei ausgebildeten Larven regelrecht am oralen Pol. Ferner findet hier nicht die Bildung der fehlenden Meridionalgefäße durch Knospung vom Trichter aus statt, sondern wie dies das nachfolgend untersuchte etwas ältere Stadium zeigt, durch fortschreitende Spaltung des Hauptgefäßstammes vom unteren Ende ab nach dem Sinnespole hin. Dies ist aus einem Vergleich von Figg. 3 und 4, von denen erstere einen Abschnitt durch das untere Ende und letztere etwa durch die Mitte derselben Larve darstellt, deutlich zu ersehen. Bei den kleinsten Individuen habe ich stets nur zwei Meridionalgefäße angetroffen. Trotzdem bei denselben aber noch keine Spur von der Theilung der Gefäße vorhanden war, so waren doch bei allen schon sämmtliche Rippen entwickelt (Fig. 1) und es entstehen diese daher nicht erst während der Entwicklung der fehlenden Rippengefäße. Aus Vorstehendem dürfte hervorgehen, dass es sich bei meinen Larven also nicht um abnormale Bildungen, sondern um eine ganz normale Entwicklung, die für *Pleurobrachia rhodopis* charakteristisch ist, handelt.

Was nun die Entstehung der Geschlechtszellen anbelangt, so glaubt Hertwig durch seine Untersuchungen an *Callianira bialata*, *Cydippe hormiphora*, *Euplocamis stationis* und *Beroë ovatus* auf Grund der auftretenden Genitalsäckchen und des sich hieraus entwickelnden Genitalsinus berechtigt zu sein, die Geschlechtsprodukte als ektodermalen Ursprungs hinzustellen. Chun dagegen spricht sich auf Grund seiner Untersuchungen von *Bolina hydatina*, *Euchlora*, *Cestus* und *Beroë* mit Bestimmtheit für die entodermale Entstehung der Sexualorgane aus. Die ektodermalen von Samassa als »Genitalsäckchen« gedeuteten Gebilde sind bisher nur bei *Callianira* nachgewiesen worden, und ich habe sowie Chun bei *Pleurobrachia rhodopis* vergeblich nach ihnen gesucht. Bei älteren Stadien kann man dagegen, wie wir später noch sehen werden, wohl von »Genitalsinus« sprechen.

Wenn sich schon kein Moment für die ektodermale Entstehung der Geschlechtszellen anführen lässt, so müssen wir bei Untersuchung der einzelnen Stadien unzweifelhaft die Entstehung der Sexualorgane aus dem Entoderm der Meridionalgefäße bestätigen.

Die Bildung der Genitalzellen dieses jüngsten Stadiums beginnt an den oralwärts gerichteten Blindenden der Meridionalgefäße. Hier sehen wir in jedem Gefäßstamm die Geschlechtszellen als drei kleine Haufen von Urkeimzellen entstehen, die durch Proliferation der Gefäßwandungen sich gebildet haben. Verfolgen wir die Gefäße weiter nach oben, so sehen wir, dass die Keimzellen in ihrem ganzen Verlaufe und zwar bis zu ihrem Aufhören in drei Keimlager angeordnet sind. Diese Anordnung ist ganz regelmäßig und zwar derart, dass je ein Keimpolster unter je zwei Rippen und das dritte genau in der Mitte zwischen diesen beiden liegt (Fig. 1). Mit der Vermehrung der Keimzellen vom oralen nach dem aboralen Pole zu nimmt auch das Gewebe der peripheren Gefäßwand an Dicke zu. Dasselbe erscheint uns hier als ein feinmaschiges, schaumiges Gewebe. Die Region der Keimzellen reicht auf diesem Stadium ein wenig über die Mitte der Larve hinaus. Weiter oben verschmälern sich die Keimstreifen immer mehr und werden schließlich so schmal, dass die periphere Gefäßwand in der Mitte, also da, wo sich weiter nach unten der mittlere Keimstreifen befindet, als schmale homogene Membran erscheint und von Geschlechtszellen hier also keine Rede mehr sein kann (Fig. 2).

Die im distalen Gefäßende zunächst sehr kleinen Keimzellen nehmen nach dem Sinnespole hin allmählich etwas an Größe zu und erreichen schließlich eine regelmäßige in Folge des gegenseitigen Druckes polyedrische Gestalt. Diese Keimzellen, die gewissermaßen in das hier drüsige Gewebe der Gefäßstämme eingebettet erscheinen, sind von Anfang bis zu Ende sexuell noch nicht differenzirt. Diese Zellen haben eine fast regelmäßige, polyedrische Gestalt und besitzen einen sehr großen bläschenförmigen Kern, der sich dadurch auszeichnet, dass er den Farbstoff intensiv aufnimmt. Der Kern erreicht hier einen solchen Umfang, dass er fast die ganze Zelle einnimmt und somit nur ein sehr kleiner protoplasmatischer Zellkörper vorhanden ist. Dass es sich hier wirklich um die ersten Anlagen von Geschlechtszellen handelt, ersehen wir klar und deutlich aus dem nachfolgend untersuchten etwas älteren Stadium derselben Gattung, bei denen wir bereits eine Differenzirung der Keimzellen in männliche und weibliche Geschlechtszellen antreffen.

2) Die Größe der von mir untersuchten etwas älteren Larven von *Pleurobrachia rhodopis* betrug 0,8 mm. Von Gefäßen waren auf diesem Stadium der Trichter, zwei am unteren Ende gegabelte Meridionalgefäße und zwei voluminöse Magengefäße zu konstatiren. Letztere, die auf dem jüngsten Stadium soeben angelegt waren, reichen hier schon fast bis nach dem oralen Pole herab. Nach Tentakel- und Trichtergefäßen habe ich auf diesem Stadium vergeblich gesucht. Der Trichter, der sich etwas unterhalb der Mitte nach dem oralen Pole zu befindet, ist sehr schmal. Derselbe erstreckt sich nur durch einige Querschnitte und hat eine Breite von 0,025 mm. Aus diesem Trichter entspringt jederseits ein Gefäßstamm, der sich allmählich erweitert und dessen äußere Wand sich fast an die Rippen anlehnt. Das Lumen des Gefäßes ist hier sehr groß und beträgt in der Trichterebene 0,08 mm und in der Magenebene 0,16 mm. Nach dem Austritt eines jeden Hauptgefäßstammes können wir an demselben einen aufsteigenden und einen absteigenden Stamm unterscheiden. Der aufsteigende Stamm verschmälert sich nach dem aboralen Pole immer mehr, die beim Austritt aus dem Trichter elliptische Form des Querschnittes geht allmählich in eine kreisförmige über, bis sie schließlich vollständig kreisrund geworden neben dem Sinnespol blind endigt.

Der nach unten verlaufende Stamm gabelt sich nach kurzem Verlaufe in zwei Äste (Fig. 3). Diese Gabelung kommt dadurch zu Stande, dass sich die äußere Gefäßwand genau in der Mitte, d. h. zwischen den beiden Rippenpaaren einstülpt. Sobald die äußere Wand die innere erreicht hat, erfolgt die Theilung. Die beiden neugebildeten Äste erlangen bald eine schlauchförmige Gestalt, erscheinen im Querschnitt fast kreisrund und endigen beiderseits blind in der Nähe des oralen Poles. Die Bildung der fehlenden Meridionalgefäße findet also hier, wie oben angedeutet, nicht durch Knospung vom Trichter aus statt, sondern durch fortschreitende Spaltung des Hauptgefäßstammes vom distalen Ende ab nach dem Sinnespole hin (Fig. 3).

Die Bildung der Genitalzellen dieses Stadiums sehen wir ebenfalls an den unteren Enden der Meridionalgefäße und zwar an den oralwärts gerichteten Blindenden beginnen. Hier sehen wir in jedem Gefäßaste die Geschlechtszellen als zwei kleine Haufen von Urkeimzellen, die durch Proliferation der Gefäßwandungen sich gebildet haben (Fig. 3). Das eine der beiden Keimlager liegt nach innen, der Trichterebene zugekehrt, das andere subtentakulär und nach außen, also den Rippen genähert. Verbunden werden beide durch ein vacuolenreiches, schaumiges Gewebe. Dieses ist dadurch entstanden, dass in den Zellen ein oder auch mehrere Zellen auftreten und das Protoplasma an die Peripherie drängen. Das gesammte Gewebe erscheint uns daher, da Zellgrenzen sich nicht nachweisen lassen, fast wie ein protoplasmatisches Gerüstwerk, in dem sich stellenweise noch Kerne nachweisen lassen. Verfolgen wir die Keimzellen vom Mund- zum Sinnespol hin, so sehen wir, dass sie sich sehr schnell vermehren, und bei dieser Vermehrung findet auch eine Größenzunahme statt.

Die Geschlechtszellen bewahren ihre polyedrische Gestalt und lassen je einen großen bläschenförmigen Kern erkennen. Da, wo sich die beiden Gabeläste zu dem Hauptstamm des Meridionalgefäßes vereinigen, findet auch eine innige Verschmelzung der beiden nach innen gelegenen Keimlager statt. Wir haben von dieser Stelle an nach oben zu nur drei Keimbezirke, einen genau in der Mitte und je einen seitwärts hiervon liegenden (Fig. 10). Verbunden werden diese durch ein alveolenreiches, maschiges Gewebe. Die bis dahin noch indifferenten Keimzellen verändern sich nun bald und zwar derart, dass sich aus den beiden Keimlagern in der Mitte, die der Sagittalebene zugekehrt sind, auf jeder Seite die weiblichen und aus den beiden seitlichen die männlichen Geschlechtsorgane entwickeln (Fig. 10). Die weiblichen Geschlechtsorgane sowohl wie die männlichen vermehren sich andauernd und zwar auf Kosten des Verbindungsgewebes, das hier immer mehr zurücktritt. Dieses Wachsthum nimmt nach dem aboralen Pole hin derartig zu, dass im letzten Drittel fast nur noch Sexualzellen, die innig mit einander verbunden sind, angetroffen werden.

Hervorheben möchte ich noch, dass hier nicht, wie es CHUN bei *Bolina hydatina* beschreibt, die Meridionalgefäße mit Geschlechtsorganen vollgepfropft sind, sondern dass letztere sich sichelförmig um die äußere Wand des Gefäßes herumlegen.

Die männlichen Geschlechtsorgane bestehen aus Spermatoblasten. Die Zellgrenzen lassen sich immer nur an wenigen Stellen nachweisen und sind schwer sichtbar, so dass die großen dichtgedrängten Kerne bei weniger starken Vergrößerungen in einer gleichartigen Plasmamasse zu liegen scheinen. Nach außen werden sie von einem feinen Plattenepithel bedeckt, das die äußerste Lage eigenartig umgewandelter Zellen der ursprünglichen Gefäßwandungen bildet.

Die weiblichen Geschlechtsorgane setzen sich etwa bis zu der Mitte der Larven aus gleich großen Eizellen zusammen (Fig. 5). Allmählich macht sich nun von hier aus nach dem aboralen Pol zu ein Unterschied in der Größe bei denselben bemerkbar, indem einige in Folge stärkeren Wachsthums den übrigen voraneilen und allein den Charakter einer Eizelle fernerhin bewahren. Die diese Eizellen umgebenden kleineren Zellen bleiben relativ in Bezug auf Größe zurück und erleiden in ihrem histologischen Charakter so wesentliche Umwandlungen, dass sie damit das Aussehen von Drüsenzellen annehmen. Dieselben sind sehr unregelmäßig gebaut, bald haben sie eine eckige, bald eine rundliche Form. In ihrem Inneren sind sie mit zahlreichen kleinen Körnern angefüllt (Fig. 6). Je mehr wir uns dem Sinnespol nähern und je mehr die Eizellen an Größe zunehmen, desto reichlicher finden sich auch die Schleimzellen. Dies geht so weit, dass wir am Ende der Ovarien angelangt, nur noch einige sehr große Eizellen haben, die in zahlreiche Schleimzellen vollständig eingebettet sind. Aus der Zunahme der Schleimzellen mit dem Wachsthum der Eizellen und der Abnahme der Zahl derselben geht unzweifelhaft hervor, dass sich die Schleimzellen aus den Anlagen jugendlicher Keimzellen bilden, um den noch restirenden als Nahrung zu dienen. Die Anfangs noch kleinen polyedrischen Eizellen erlangen am Ende der Ovarien eine bedeutende Größe. Bei manchen Individuen treffen wir sogar fast reife Eizellen an (Fig. 6). Die größten messen 40 μ. Sie besitzen hier theils eine kugelähnliche, runde, theils eine in Folge des gegenseitigen Druckes unregelmäßige Gestalt und haben ein rundes 20 μ großes Keimbläschen mit einem 6 μ großen Keimfleck. Keimbläschen sowie Keimfleck sind stets nur in der Einzahl vorhanden und nehmen den Farbstoff intensiv auf.

Rei Larven dieses Stadiums treffen wir auch einen sogenannten Genitalsinus an (Fig. 6). Ich habe denselben immer nur an der äußeren Seite des Ovariums auffinden können. Da der Sinus innerhalb der entodermalen Gefäßwandung liegt und ein Zusammenhang mit dem Ektoderm nirgends besteht, so kann es sich hier nur um eine sekundäre Bildung handeln. Auch Chun spricht sich für eine sekundäre Bildung des Genitalsinus aus und nach ihm ist derselbe mit Gefäßflüssigkeit angefüllt, die den heranwachsenden Geschlechtsprodukten zur Ernährung dienen soll. Ich erkläre mir die Entstehung des Genitalsinus durch Abheben des äußeren feinen Epithels von den Genitalzellen und zwar dadurch, dass sich das Drüsengewebe zum Theil verflüssigt und auflöst und dann von den wachsenden Eizellen resorbirt wird. Zu dieser Annahme glaube ich mich aus folgenden Gründen berechtigt: Erstens habe ich den Genitalsinus auf den hier in Betracbt kommenden Stadien nur an den weiblichen Geschlechtsorganen konstatiren können und zwar immer nur da, wo die Umwandlung der jungen Keimzellen in Schleimzellen stattfindet. Sodann spricht hierfür die Zunahme des Lumens desselben mit der Zunahme der Schleimzellen. Der Ansicht CHUN's, dass der Sinus mit Ernährungsflüssigkeit angefüllt sei, kann ich nicht beitreten, da er mit dem Meridionalgefäß in keinerlei Verbindung steht. Meiner Ansicht nach handelt es sich hier nur um einen auf oben beschriebene Art entstandenen Spaltraum, ohne wichtige morphologische Bedeutung.

3) Die von mir untersuchten Larven eines älteren Stadiums hatten die Größe 1,2 mm. Bei ihnen ist im Vergleich zu den oben beschriebenen Stadien das Gefäßsystem bedeutend entwickelter. Die Spaltung der beiden Hauptmeridionalgefäße ist hier schon vollständig durchgeführt, so dass wir jederseits zwei Rippengefäße vorfinden. Diese Gefäße verlaufen je unter zwei Rippenpaaren und die Form sowie auch die Endigung ist wie bei den jüngeren Larven. Während nun bei den letzteren die Meridionalgefäße mit weiten Öffnungen aus dem Trichter entspringen, werden sie hier mit demselben durch ein kurzes schlauchförmiges und englumiges Gefäß verbunden (Fig. 8). Der Trichter hat hier auf dem Querschnitt fast die Form eines Quadrates, aus dessen Ecken zu jeder Seite der Tentakelbasis eins von den soeben beschriebenen Gefäßen hervorgeht. Ein weiterer Fortschritt in der Gefäßentwicklung zeigt sich darin, dass hier ein Trichtergefäß vorhanden ist. Dieses entspringt aus dem Trichter, verläuft nach oben, ist schlauchförmig und gabelt sich nach kurzem Verlaufe in zwei zu beiden Seiten des Sinnespoles blind endigende Äste. Tentakelgefäße habe ich nicht auffinden können.

Was nun die Geschlechtsprodukte dieses Stadiums anbelangt, so finden wir sie in der peripheren Wand eines jeden Gefäßes das Lumen desselben halbmondförmig umgeben (Fig. 8). Sie reichen hier vom oralen bis zum aboralen Ende der Gefäße. Gerade wie bei den jungen Individuen befinden sich nach dem Mundpole hin die jüngsten Geschlechtszellen, die zwar noch sehr klein, jedoch schon deutlich in männliche und weibliche Elemente differenzirt sind. Verfolgen wir sie weiter nach dem aboralen Pole, so sehen wir das Wachsthum derselben so zunehmen, dass wir an dem oberen Ende schon in Reifung begriffene Eizellen antreffen. Die Geschlechtsprodukte sind hier in solchem Umfange entwickelt, dass das auf früheren Stadien noch reichlich vorhandene Drüsengewebe fast vollständig verdrängt ist (Fig. 7).

Die Gesammtanordnung der Geschlechtsprodukte ersehen wir am besten aus dem Querschnitt von Fig. 8. Die Hoden liegen alle so, dass sie an die Tentakeltaschen stoßen, und die Ovarien der benachbarten Gefäße sind der Sagittalebene zugekehrt. Männliche und weibliche Geschlechtsstreifen grenzen dicht an einander und es ist noch hervorzuheben, dass die größten Eizellen unmittelbar neben den Spermatozoen liegen. Im Allgemeinen nimmt die Größe der Eizellen nach der Sagittalebene immer mehr ab.

Von den ältesten Larven standen mir nur zwei 1,8 mm große Exemplare zur Verfügung. Leider zeigte sich bei ihnen nach Herstellung von Schnittserien, dass sie höchst wahrscheinlich in Folge schlechter Konservirung in Osmiumsäure zur Wiedergabe histologischer Einzelheiten nicht geeignet waren. Erkennen ließ sich jedoch deutlich, dass hier bereits acht Meridionalgefäße vorhanden waren, die alle mit Geschlechtsprodukten behaftet waren, und es schien das Verhalten dieses Stadiums mit dem der ausgebildeten Thiere im Wesentlichen bereits ganz übereinzustimmen.

Pleurobrachia pileus.

1) Die jüngsten Larven bei *Pleurobrachia pileus*, bei denen bereits die Anlagen von Geschlechtsorganen vorhanden waren, standen den auf das gleiche Verhalten hin untersuchten jüngsten Individuen von *Pleurobrachia rhodopis* noch etwas nach an Größe und maßen nur 0,4 mm. Während bei den entsprechenden Stadien von *Pleurobrachia rhodopis* die Gefäßentwicklung noch auf ziemlich niedriger Stufe stand, finden wir hier das Gefäßsystem wie bei den ausgewachsenen Thieren fast vollständig ausgebildet. Aus dem kurzen Trichter entspringen vier äußerst dünnwandige Gefäßstämme, die in medialer Richtung nach außen zu verlaufen, indem sie sich den Tentakelwurzeln mehr oder minder innig anschließen. Ihre peripheren Enden erweitern sich zu den Rippengefäßen (Fig. 9). Diese vier Rippengefäße setzen sich nach dem Sinnes- und Mundpol hin fort und gabeln sich kurz vor ihrer Endigung in zwei Äste, so dass wir auf einem Querschnitte sowohl in Höhe des oberen als auch des unteren Endes der Gefäße acht Meridionalgefäße antreffen (Fig. 10). Außer diesen Gefäßen finden sich noch ein unter dem Sinnespol sich gabelndes Trichtergefäß, zwei Magengefäße und zu jeder Seite der

Tentakelwurzeln je ein, im Ganzen also vier Tentakelgefäße. Alle diese erwähnten Gefäße endigen nach Art der Cydippen blind.

Was die Entstehung der Geschlechtszellen anbelangt, so bemerken wir hier die Anlage derselben nicht nur in den Meridionalgefäßen, sondern auch in den Magen- und Tentakelgefäßen. Sie finden sich hier auch in den peripheren Wandungen der Rippengefäße, sowie in den den Magen und Tentakeln anliegenden Wandungen der Tentakel- und Magengefäße. Diese sind an den betreffenden Stellen verdickt, und das Gewebe erscheint uns fast als eine feingekörnte Protoplasmamasse, in die zahlreiche verschieden große Kerne eingebettet sind. Diese Kerne sind in lebhafter Theilung begriffen und in Fig. 10 findet man zwei Kernspindeln eingezeichnet. Wie die Untersuchung der älteren Stadien ergiebt, stellen die verdickten Stellen der Gefäßwände die Anlagen der Geschlechtsorgane dar. In den acht Gabelästen sind die Sexualorgane eben so wie bei den jüngeren Larven von *Pleurobrachia rhodopis* in zwei Keimstreifen angeordnet, von denen der eine der Trichterebene, und der andere den Tentakeln nahe liegt. Auf einem Querschnitt, der in der Höhe des Trichters durch die Larve geführt wird Fig. 9, finden wir, analog Fig. 4, nur drei Keimstreifen, indem die beiden benachbarten eines jeden Gabelpaares sich hier mit einander vereinigen.

Während nun bei *Pleurobrachia rhodopis* die Geschlechtszellen in dem untersten Ende der Meridionalgefäße ihren Anfang nehmen und bei den jüngsten Individuen nur ungefähr bis zur Mitte derselben reichen, entstehen sie hier in dem ganzen Verlaufe der peripheren Gefäßwandungen.

2) Die der Untersuchung unterzogenen etwas älteren Larven hatten eine Größe von 0,9 mm. Bei ihnen war die Gabelung der Meridionalgefäße schon fast bis zur Trichterhöhe vorgeschritten. Die Geschlechtsorgane erschienen uns auch auf diesem Stadium noch als zwei Keimstreifen in jedem Gefäße (Fig. 11). Die Größe derselben hat natürlich in Folge der lebhaften Kerntheilung zugenommen, gleichzeitig ist dies auch bei den peripheren Gefäßwandungen der Fall (Fig. 12).

3) Die mir zur Verfügung stehenden ältesten Larven waren 1,1 mm groß. Bei ihnen waren bereits die acht Rippengefäße vollständig ausgebildet, und es ist demnach der Gefäßverlauf dem der ausgewachsenen Individuen vollständig gleich.

Was nun die Sexualorgane anbetrifft, so sind deren Anlagen im Vergleich zu den vorher beschriebenen Stadien bedeutend vorgeschritten. Die Gefäßwände, in welche die Geschlechtszellen eingebettet sind, erscheinen uns hier nicht mehr als eine gleichmäßig fein gekörnte Protoplasmamasse, sondern bestehen aus einem vacuolen- und drüsenreichen Gewebe. Auch bei den Geschlechtszellen haben wir hier schon einen Fortschritt zu verzeichnen und zwar in so fern, als wir in den Tentakel- und Magengefäßen Eizellen antreffen, die sich aus dem epithelialen Verbande der Gefäßwand abgelöst haben und in das Lumen übergetreten sind (Figg. 15 und 17). In den Meridionalgefäßen dagegen bewahren die Sexualzellen in ihrem ganzen Verlaufe noch den indifferenten Charakter (Fig. 14). Während sich in dem oberen Ende der Magengefäße nur indifferente Keimzellen befinden (Fig. 16), enthalten die untersten Enden schon reife Eizellen und Follikelbildung (Fig. 17). Es entstehen hier also aus einigen Keimzellen Eizellen, die sehr schnell wachsen und zur Reife kommen.

Bei den von mir in Fig. 13 wiedergegebenen Larven erscheinen bei schwacher Vergrößerung die Rippengefäße mit den Rippen fast innig verbunden. Untersuchungen mit stärkeren Vergrößerungen zeigen jedoch, dass es sich hier nur um eine zufällige Verklebung handelt; denn das die Geschlechtsorgane überziehende charakteristische Plattenepithel ist hier deutlich wahrnehmbar (Fig. 14). Auch spricht hierfür das Verhalten der jüngeren Larven, bei denen sich zwischen den Gefäßen und dem Ektoderm ein größerer Zwischenraum befindet.

Unter den zahlreichen untersuchten Helgoländer Larven fanden sich zu meiner größten Überraschung einige ganz kleine Exemplare, die schon in voller Geschlechtsreife standen. Fig. 18 vergegenwärtigt uns den in der Höhe des Trichters geführten Querschnitt einer derartigen nur 0,5 mm messenden Larve. Von den beschriebenen Larven von *Pleurobrachia pileus* sind sie sehr abweichend, dagegen zeigen sie eine große Übereinstimmung mit den Larven von *Pleurobrachia rhodopis*[1]. Aus dem Trichter, der bei diesen eine bedeutendere Breite erreicht wie bei jenen, entspringt ebenfalls jederseits ein Meridionalgefäß. Diese Gefäße gabeln sich bald in je zwei Äste, die nach oben und unten zu in umfangreiche Blindsäcke sich fortsetzen. Diese letzteren endigen oben in der Nähe des Sinnespols und unten nahe der Ursprungsstelle der Tentakeln. Die auch hier durch Einstülpung der peripheren Gefäßwand erfolgende Gabelung ist auf unserer Abbildung bereits in der Trichterhöhe angedeutet. Weitere Gefäße sind außer einem sich unter dem Sinnespol gabelnden und blind endigenden Trichtergefäß nicht vorhanden.

---

[1] Die betreffenden Larven fanden sich unter dem Material, das die Biologische Station zu Helgoland an das hiesige Zoolog. Institut im Herbste des vorigen Jahres gesandt hatte. Bei der Schwierigkeit, konservirte Ctenophorenlarven sicher zu bestimmen, vermag ich die Species nicht anzugeben. Bei der Untersuchung der Thiere in toto und Anfertigung der Schnitte hielt ich die Larven für *Pleurobrachia pileus*.

Bei diesen jungen Larven ist die Entwicklung der Sexualprodukte bereits so weit vorgeschritten, dass sie etwa den oben beschriebenen ältesten Stadien von *Pleurobrachia rhodopis* (Fig 8) entsprachen. Auch bei ihnen findet wie bei jenen ein Wachsthum der Eizellen vom oralen nach dem aboralen Pole hin statt; auch ist bei beiden die Form, Größe und Anordnung der Geschlechtsprodukte die gleiche. Eine Abweichung zeigen diese Larven jedoch dadurch, dass die Hoden, sowohl in beiden Enden der Gefäße viel weiter nach unten, resp. oben reichen als die Ovarien.

Wir haben hier nun eine Art von Larven vor uns, die unter den bei Helgoland vorkommenden noch nicht beschrieben ist, und bei welcher höchst eigenthümlicher Weise trotz der geringen Größe von 0,5 mm und trotz des kalten Nordseewassers die Geschlechtsorgane schon eben so entwickelt waren, als die mehr als doppelt so großen Triester Larven, deren frühzeitige Geschlechtsreife CHUN auf das warme Wasser zurückführt. Unter den achtzehn in Querschnittserien zerlegten Helgoländer Larven fanden sich leider nur zwei gleich große Exemplare, die diese Verhältnisse zeigten, und ich bedauere daher sehr, dass mir nicht noch einige jüngere und ältere Individuen zur Verfügung standen, um eventuell die mir wahrscheinlich erscheinende Identität mit der Triester *Pleurobrachia rhodopis* nachweisen zu können.

Zusammenfassung.

1) Die Bildung der Meridionalgefäße erfolgt bei den jüngsten Stadien der *Pleurobrachia rhodopis* durch fortschreitende Spaltung vom aboralen Ende nach dem Sinnespole zu und nicht etwa durch eine Reihe selbständiger Sprossungen vom Trichter aus.

2) Sämmtliche acht Rippen sind schon bei den jüngsten Larven, die nur zwei Meridionalhauptgefäße haben, vorhanden, und entstehen also nicht erst während der späteren Entwicklung der Gefäße.

3) Die Geschlechtszellen entstehen bei *Pleurobrachia rhodopis* in den oralen Enden der Meridionalgefäße durch Proliferation der Gefäßwandungen und nehmen nach dem Sinnespol hin an Größe zu.

4) Die Geschlechtsprodukte sind hier auf den früheren Stadien

nicht in das Lumen der Gefäße hineingepfropft, sondern sie befinden sich in der dem Ektoderm zugekehrten Wand des Gefäßes und umgeben das Lumen des Gefäßes sichelförmig.

5) Der »Genitalsinus« ist nur ein einfacher Spaltraum, der durch Abheben des feinen Epithels entstanden ist und keine wichtige morphologische Bedeutung hat.

6) Bei *Pleurobrachia pileus* finden sich Anlagen von Geschlechtszellen außer in den acht Meridionalgefäßen auch in den Tentakel- und Magengefäßen.

Rostock, im Februar 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Angaben über Vergrößerungen beziehen sich auf das Zeiss'sche Mikroskop.

Gemeinsame Bezeichnungen:

al, Alveole;
b.schp, Basis der Schwimmplättchen;
drg, Drüsengewebe;
ek, Ektoderm;
fo, Follikel;
ga, Gallerte;
gi, Genitalsinus;
g.rgf, Gabelast des Rippengefäßes;
i.gsch, indifferente Geschlechtszellen;
k.sp, Kernspindel;
Kl, Keimlager;
m, Magen;
mg, Magengefäß;
mw, Magenwand;
ov, Ovarium mit Eizellen;
ov', jugendliche Eizellen;
ov'', reife Eizellen;
p, Hoden mit Hodenzellen;
pe, Plattenepithel der Gefäße;
r, Rippen;
rgf, Rippengefäß;
r.ov, reifende Eizellen;
schp, Schwimmplättchen;
schz, Schleimzellen;
sp, Spermatozoen;
t, Tentakel;
t.sch, Tentakelscheide;
tg, Tentakelgefäß;
tw, Tentakelwurzel.

Tafel XXXVI und XXXVII.

Fig. 1—8 beziehen sich auf Larven von *Pleurobrachia rhodopis*, Fig. 9—17 auf Larven von *Pleurobrachia pileus*, Fig. 18 auf eine unbekannte Larve.

Fig. 1. Querschnitt durch den Trichter einer 0,5 mm großen Larve. Hier sind drei Keimlager von Geschlechtszellen vorhanden. Oc. 2, Obj. E.

Fig. 2. Querschnitt durch dasselbe Individuum etwas oberhalb des Trichters. Der Schnitt veranschaulicht, dass die Sexualzellen bis zu dieser Höhe der Gefäße noch nicht hinaufreichen. Oc. 2, Obj. E.

Fig. 3. Querschnitt durch das untere Drittel einer 0,8 mm großen Larve. Die beiden Gabeläste des Rippengefäßes enthalten je zwei Keimlager. Oc. 2, Obj. E.

Fig. 4. Querschnitt durch die Mitte desselben Individuums. Das Rippengefäß hat sich hier noch nicht gegabelt. Wir haben hier drei Keimpolster, von denen das mittlere Eizellen und die beiden seitlichen Spermatoblasten repräsentiren. Oc. 2, Obj. E.

Fig. 5. Querschnitt des Ovariums in gleicher Höhe und von derselben Larve wie Fig. 4. Zeigt die noch ziemlich gleich großen Eizellen in dieser Höhe. Oc. 2, 1/12 Ölimmersion.

Fig. 6. Querschnitt durch das letzte Drittel desselben Individuums. Es sind hier bereits fast reife Eizellen vorhanden. Oc. 2. Ölimmersion.

Fig. 7. Querschnitt eines Quadranten einer 1,2 mm großen Larve. Oc. 2, Obj. E.

Fig. 8. Gesammtquerschnitt durch dieselbe Larve. Oc. 2, Obj. CC.

Fig. 9. Querschnitt durch den Trichter einer 0,4 mm großen Larve. In dieser Schnitthöhe sind vier Rippengefäße mit drei Keimlagern. Oc. 2, Obj. E.

Fig. 10. Querschnitt durch das unterste Drittel desselben Individuums. Der Quadrant zeigt die beiden Gabeläste des Rippengefäßes. Oc. 2, Obj. E. Fig. 10*a*. Kernspindel stärker vergrößert.

Fig. 11. Querschnitt durch den Quadranten einer 0,9 mm großen Larve. Oc. 4, Obj. BB.

Fig. 12. Querschnitt durch die Gabeläste der Rippengefäße durch dasselbe Individuum, und zwar etwa in derselben Höhe wie Fig. 11 bei stärkerer Vergrößerung. Oc. 2, Obj. F.

Fig. 13. Querschnitt durch eine 1,1 mm große Larve. Oc. 4, Obj. BB.

Fig. 14. Querschnitt eines Rippengefäßes desselben Individuums. Oc. 2, Obj. F.

Fig. 15. Querschnitt durch die Tentakelgefäße derselben Larve. Oc. 2, Obj. F.

Fig. 16. Querschnitt durch das obere Ende eines Magengefäßes mit noch indifferenten Keimzellen. Oc. 2, Obj. F.

Fig. 17. Querschnitt durch das untere Ende desselben Magengefäßes. Figur zeigt bereits eine reife Eizelle und Follikelbildung. Oc. 2, Obj. F.

Fig. 18. Querschnitt durch eine 0,5 mm große Helgoländer Larve. Oc. 4, Obj. CC.

Die Entwicklung der Wirbelsäule der weiſsen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel.

Von

cand. med. **Armin Weiſs**

(Wien).

(Aus dem I. anatomischen Institut in Wien.)

Mit Tafel XXXVIII und XXXIX und 2 Figuren im Text.

Es giebt kaum ein Gebiet der Morphologie, das eine so vielseitige Bearbeitung erfahren hätte, wie die Entwicklung der Wirbelsäule, ohne dass die Durchsicht der Litteratur ein in jeder Hinsicht einheitliches Bild der Verhältnisse darbieten würde.

Der Erste, der in seinen Untersuchungen an Schildkröten die heute allgemein gültige Ansicht aussprach, dass der untere Atlasbogen dem Körper der übrigen Wirbel nicht entspreche, war nach RATHKE's Bericht CUVIER.

RATHKE (19) selbst stellte für die *Natter* die Behauptung auf, dass der Atlas ursprünglich wie die übrigen Wirbel gebaut sei, dann aber sein Körper sich durch Verflüssigung seiner Zwischensubstanz vom Bogen trenne und schließlich mit dem des Epistropheus verwachse. Gleichzeitig glaubt er, dass auch bei höheren Wirbelthieren der Processus odontoideus dem Körper des Atlas entspreche.

BERGMANN's (2) Resultate lauten folgendermaßen: Der Dens epistrophei ist der Körper des Atlas, seine craniale Epiphyse ist das Os terminale, Ligamentum transversum und Bogenbasen sind ergänzende Bestandtheile; der Arcus anterior ist »unteres Wirbelelement«, das Intervertebralstück zwischen Atlas und Epistropheus ist eine Doppelepiphyse.

Nach ihm bestätigte RATHKE (19a) in Untersuchungen an *Schildkröten* seine früheren Befunde, indem er nachwies, dass die Chorda dorsalis durch den Dens epistrophei und das Ligamentum suspensorium dentis in den Schädel eintrete; eine Erscheinung, die er selbst an *Krokodilen* (19b) und H. MÜLLER an *Säugern* beobachtete. Endlich wurden auch von ROBIN (21) diese Verhältnisse beschrieben.

RETZIUS (20) fand gleich RATHKE, dass der untere Atlasbogen eine Hypapophyse sei, die bei *Vögeln* auch am Epistropheus, bei *Reptilien* an allen Halswirbeln, zuweilen auch an den Brustwirbeln zu finden wäre[1].

HASSE (15) sah an *Rinds*- und *Schweinsembryonen* Folgendes. Die Chorda dorsalis liegt im Schädel, wie in den Wirbelkörpern zuerst in der Mitte, später aber der ventralen Fläche genähert. An allen Wirbeln unterscheidet er eine helle »chordale« und eine dunkle »skeletogene« oder »fortsatzbildende« Schicht. Im Gebiete der Wirbelcentren überragt die chordale Schicht die skeletogene an Mächtigkeit, im Gebiete der Intervertebralknorpel kehrt sich das Verhältnis um. Die chordale Schicht hat eine »rosenkranzähnliche« Form und bildet die Centren aller Wirbel und Intervertebralknorpel, während von der skeletogenen das Periost und die Fortsätze (Bogen etc.) abstammen. Am Atlas erfährt dieses Schema folgende Modifikation. Der Dens epistrophei oder Körper des Atlas ist reine Chordalschicht, die mit dem Körper des Epistropheus verwachsen ist und sich von der ihm zugehörigen skeletogenen (Ligamentum transversum, dorsalen Bogenhälften und Arcus anterior) getrennt hat. Alle diese Bestandtheile sind zusammen einem gewöhnlichen Wirbelkörper äquivalent. Im Gelenkraum zwischen Atlas und Occipitale entspricht das Ligamentum suspensorium dentis der chordalen Schicht des Intervertebralknorpels, die Ligamenta alaria der skeletogenen Schicht desselben. Der Apparatus ligamentosus ist Umbildungsprodukt der skeletogenen Schicht gleich dem Ligamentum commune anticum und posticum der übrigen Wirbel.

Nach ihm hat FRORIEP (6a u. b) eine ausführliche Untersuchung der Wirbelsäulenentwicklung an *Hühnchen*- und *Rindsembryonen* angestellt. Dieselben beziehen sich zunächst auf die Halswirbelsäule und die Occipitalregion. Ich gebe hier in Kürze die Resultate, da ich auf Einzelheiten ohnehin im Texte zurückkommen muss.

FRORIEP unterscheidet drei Stadien: den »primitiven Zustand« »die Übergangsperiode« und den »definitiven Zustand«.

Primitiver Zustand. Axiales Stützorgan ist die Chorda dorsalis. An derselben sind in »regelmäßigen, den intermuskulären

---

[1] Die ältere Litteratur citirt nach HASSE.

Zwischenräumen entsprechenden Abständen schräg caudal lateralwärts gerichtete, bindegewebige Stützplatten, die primitiven Wirbelbogen« befestigt. An ihren lateralen Rändern liegen die Myomeren.

Übergangsperiode: »Die primitiven Wirbelbogen verlieren durch Auflockerung ihres perichordalen Theiles den Halt an der Chorda. Sie bleiben außerdem im Wesentlichen unverändert bestehen als hypochordal geschlossenes bindegewebiges Bogenpaar, welches auch fortdauernd die intermuskuläre Stützplatte bleibt, jedoch erst durch die Bildung eines Körperknorpels wieder axialen Halt bekommt.«

Definitiver Zustand: Derselbe bildet sich dadurch aus, dass der Bogen, während seine hypochordale Spange sich zurückbildet und schließlich gänzlich verschwindet, in seinen lateralen Theilen knorpelig wird und mit der von vorn herein knorpelig auftretenden Anlage des Körpers zu einem einheitlichen Ganzen verschmilzt. Dies ist der knorpelige Wirbel als definitives Skelettglied, das dann schließlich verknöchert. Atlas und Epistropheus zeigen während des Primitivzustandes und der Übergangsperiode im Wesentlichen dieselben Entwicklungsverhältnisse. Erst am Ende der zweiten Periode bemerkt man einen Unterschied. Bogenknorpel und Körperknorpel verschmelzen hier nicht. Hingegen tritt in der hypochordalen Spange Knorpel auf, der sich mit den Bogenknorpeln zu einem einheitlichen Ring vereinigt. Gleichzeitig verschmälert sich der Körper des Atlas in seinem cranialen Antheil, während der caudale simsartig vorspringt.

Auch an der hypochordalen Spange des Epistropheus kommt es zur Bildung von Knorpel, der sich jedoch wieder zurückbildet. An den hypochordalen Spangen der folgenden Wirbel tritt nur andeutungsweise Knorpel auf, verschwindet aber rasch.

Der Occipitalwirbel unterscheidet sich in seiner Entwicklung von den übrigen gar nicht. Jedoch findet seine Selbständigkeit durch Verschmelzung mit dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« ein Ende. Dieser besteht aus drei nachweisbaren Bogenrudimenten mit den zugehörigen Ursegmenten und modificirten Spinalnerven, von denen der erste nur eine ventrale Wurzel besitzt. Die Anlage der hypochordalen Spange ist am Occipitalwirbelbogen nur angedeutet, am »scheinbar ungegliederten Abschnitt« fehlt sie.

So verhält sich im Wesentlichen die Entwicklung der Wirbelsäule beim *Hühnchen*, wie beim *Rind*. Die Unterschiede in der Entwicklung beider Thiere sind folgende:

1) Das Auftreten von Knorpel erfolgt beim Hühnchen zuerst im Bogen und dann im Körper, beim Säuger umgekehrt.

2) Die Anlage des Körperknorpels erfolgt beim Säuger bilateral, beim Hühnchen vor der Chorda in der Mitte, sie von hier aus umwachsend.

3) Beim Hühnchen bildet die hypochordale Spange eine Vorragung an der cranioventralen Kante des Körpers, bei Säugern ist sie weiter herabgerückt.

4) Beim Hühnchen ist die hypochordale Spange knorpelig wohl entwickelt und bildet an der ventralen Seite des Körpers einen Vorsprung. Beim Säuger kommt es, ausgenommen am Atlas, zu einer derartig starken Ausbildung dieser Spange überhaupt nicht.

5) Die dorsale Verschmelzung der Bogen erfolgt beim Hühnchen viel rascher als beim Säuger.

Die Entwicklung der Drehwirbel ist bei beiden Thierklassen gleich. Nur ist der verbreiterte untere Theil des Atlaskörpers beim Säuger eine einfache Körperverbreiterung, während er beim Hühnchen durch die emporgerückte hypochordale Spange des Epistropheus gebildet wird.

Der Vergleich der Occipitalregionen zeigt, dass nur der Säuger einen selbständigen Occipitalwirbelbogen neben dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« besitzt, während beim Hühnchen nur der letztere vorhanden ist.

Außerdem finden sich beim Hühnchen wenig ausgebildete Occipitalspinalnerven, jedoch Arteriae interprotovertebrales in der Kopfregion. Die letzteren fehlen beim Säuger; hingegen sind die ersteren bei ihm besser entwickelt.

Die Arbeiten, die nach FRORIEP erschienen sind, beschäftigen sich hauptsächlich mit den allerersten Stadien der Wirbelsäulenentwicklung, deren Ergebnis die sogenannte »primitive Wirbelsäule« — der Ausgangspunkt der FRORIEP'schen Untersuchungen — ist. Da diese Untersuchungen hauptsächlich an niederen Thieren gemacht wurden, bei denen Chorda und Chordascheiden in der Entwicklung eine große Rolle spielen, was in Folge der nur rudimentären Entwicklung dieser Gebilde bei Säugern nicht der Fall ist, so halte ich es für angemessen nur jener Arbeiten ausführlicher Erwähnung zu thun, die für die Entwicklung der Wirbelsäule der *Amnioten* von Wichtigkeit sind, und zwar um so mehr, als bereits eine Reihe vorzüglicher zusammenfassender Darstellungen über dieses Thema veröffentlicht worden sind[1].

---

[1] Ich erwähne hier nur die treffliche zusammenfassende Darstellung von GAUPP (10). Als Ergänzung dazu die zusammenfassenden Darstellungen über

v. Ebner (4) untersuchte junge Embryonalstadien von *Tropidonotus.* Das Ergebnis dieser Untersuchungen war die Bestätigung der Richtigkeit der Remak'schen Theorie von der segmentalen Anlage der Wirbelsäule und ihrer Beziehung zu den Urwirbeln (sogenannte »Neugliederung der Wirbelsäule«), die durch die Entdeckung der Intervertebralspalte — dem Abkömmling der Urwirbelhöhle — einen neuen Stützpunkt gewann. Die Entstehung der definitiven Wirbel erfolgt auch nach v. Ebner durch Vereinigung zweier, von je zwei auf einander folgenden Urwirbeln herstammenden Sclerotomhälften. Ähnliche Verhältnisse fand er auch bei Vögeln und Säugern.

Corning (3) sah an Embryonen von *Tropidonotus*, *Lacerta vivipara* und *Anguis fragilis* die von v. Ebner beobachteten Spalten, hält aber den genetischen Zusammenhang für weniger wichtig, als die Thatsache, dass die durch sie gegebene Eintheilung der bleibenden Segmentirung entspricht. Auch ist er bezüglich der »Neugliederung« anderer Ansicht als v. Ebner, vor Allem desswegen, weil seiner Meinung nach dadurch die Arteriae interprotovertebrales in die bleibenden Wirbel zu liegen kämen. Nach Corning's Beobachtungen treten besonders am caudalen Rande der Intervertebralspalten Verdichtungen auf, die sich seitlich zwischen die Myomeren hin erstrecken und die Anlagen der oberen Bogen darstellen. Durch die Vereinigung ihrer Basen längs der äußeren Chordascheide, und von dieser selbst entstünden die Wirbel. Die Neugliederung der Wirbelsäule scheint ihm »durch die Verschiebung der letzteren (der Wirbel) im Anschluss an die Muskelaktion« gegeben.

v. Ebner (5) theilt in seiner folgenden Arbeit — eine Erwiderung an Corning — etwas ausführlicher seine Befunde an Reptilien mit. Er behauptet gleich Froriep, dass der Knorpel zuerst im Körper, und zwar bilateral auftrete. Hingegen hält er im Widerspruch zu diesem die Primitivwirbelbogen Froriep's für Bildungen, die mit den späteren Bogen in keine Beziehung gebracht werden können, und behauptet, dass die ersten Skelettanlagen die Körper seien.

Unserem Thema näher liegen die neueren Arbeiten von Goette (13) und Männer (18) an Reptilien.

Goette untersuchte *Lacerta* und *Anguis*, außerdem *Ascalaboten*, *Hatteria* und auch einzelne höhere Wirbelthiere. Nach ihm gehen die Reptilienwirbel aus einer ursprünglich einheitlichen Perichordal-

---

die Entwicklungsgeschiche des Kopfes von Froriep (8) und Kupffer (17) und die »Metamerie des Schädels« von Gaupp (12).

schicht hervor, die sich durch Anschwellung an den Stellen der späteren Zwischenwirbelgelenke in die einzelnen Wirbelkörper theilt. Ihre vollkommene Ausbildung erfahren sie durch die Anlagerung der verbreiterten Bogenbasen, wodurch auch ihre ursprüngliche »Fadenrollenform« (Doppelkegel) verloren geht. Die Bogen sind breite Platten. Diese Breite der Bogen stammt nach seinen Beobachtungen von der Doppelanlage der Bogen, die er in der Schwanzregion noch deutlich beobachten konnte. Er schließt daraus und durch Vergleich mit paläontologischen Funden, dass der Beginn der Entwicklung vollständiger Wirbel mit Körper und Bogen in der Reihe der *Amiaden*, *Stegocephalen* und aller jetzt lebenden *Digitaten* in der embolomeren Form, d. h. in Form der Doppelwirbel erfolge, woraus durch paarige Verschmelzung, bei gleichzeitiger Rückbildung beider Wirbel (*Ganoiden*), oder nur des caudalen, (*Digitaten*) die einfachen Wirbel entstehen. Seine Funde an den Bogen der Schwanzregion der *Reptilien* deutet GOETTE als vererbte Reste der Doppelbildung.

MÄNNER untersuchte gleichfalls *Reptilien*. Er bestätigt das Vorhandensein der v. EBNER'schen Intervertebralspalte, wodurch das Sclerotom in zwei Hälften zerlegt wird, welche bei den einzelnen Species verschieden ausgebildet sind. Interessant ist, dass MÄNNER an jenen Species, an denen GOETTE Doppelbildungen der Bogen nachwies, eine gleich starke Ausbildung der vorderen und hinteren Sclerotomhälfte fand, was bei den übrigen nicht der Fall war. Bei allen untersuchten Thieren jedoch wächst das Myotom keilförmig in die Intervertebralspalte vor, wodurch die ursprünglich zusammengehörigen Sclerotomhälften getrennt werden, und sich nunmehr jede caudale Hälfte mit der cranialen des caudalwärts anschließenden Segmentes verbindet. Dies will MÄNNER als »Neugliederung des skeletogenen Gewebes« (entsprechend REMAK's »Neugliederung der Wirbelsäule«) bezeichnet wissen. Wo nun die vordere Sclerotomhälfte reducirt ist, kommt durch die Neugliederung das typische »Primitivwirbelbogen-Stadium« FRORIEP's zu Stande. Außerdem fand MÄNNER wieder die hypochordale Spange, die am Atlas den unteren Bogen bildet, während die des Epistropheus an den unteren Rand des Atlas rückt und die untere Gelenkfläche für den ventralen Atlasbogen darstellt. Die übrigen Spangen bleiben nach Verlagerung an das caudale Ende des vorhergehenden Wirbels bei *Lacerta* bestehen; bei den übrigen Formen werden sie reducirt.

SCHULTZE (22) giebt in Kürze die Resultate seiner Untersuchungen an *Säugern*. Er fand dabei die schon von den früheren Autoren beobachtete Intervertebralspalte. Die hintere dunkle Sclerotomhälfte bildet den primitiven Wirbelkörper (REMAK); zwischen den eiförmigen, theils dicht an einander gedrängten, theils nur durch dichtes Gewebe verbundenen »primitiven Wirbelkörpern« tritt der erste Knorpel des definitiven Wirbelkörpers auf, in den durch Verknorpelung der primitive aufgenommen wird, so dass wir ein Stadium einer nicht segmentirten Knorpelsäule haben, aus der sich erst sekundär die Intervertebralscheiben bilden. Der Verknorpelung geht die »Umgliederung« voran, in die auch die Membrana reuniens posterior durch eine der Ursegmentirung entsprechende Gliederung einbezogen wird. Die hypochordale Spange fand er nicht.

HAGEN (14) erwähnt in seiner Abhandlung über »die Bildung des Knorpelskelettes beim menschlichen Embryo« bezüglich der Wirbelsäule in so fern einen von FRORIEP abweichenden Befund, als er eine selbständige Verknorpelung der hypochordalen Spange nicht gefunden hat. Eben so vermag er das Vorhandensein von Resten der hypochordalen Spangen am Epistropheus und den folgenden Halswirbeln nicht mit Sicherheit anzugeben.

Schließlich muss ich noch einer Reihe von Beobachtungen Erwähnung thun, die, obwohl sie, so weit mir bekannt, nur von makroskopischen Untersuchungen herrühren, doch für meine Befunde an Rattenembryonen von größerem Interesse sind. Sie betreffen die Wirbelrudimente des von RATHKE (19b) zuerst bei *Krokodilen* beobachteten, und von ALBRECHT als Proatlas bezeichneten Wirbels, der zwischen Atlas und Hinterhaupt liegt. Er fand Rudimente oberer Bogen. Außerdem wurden von anderen Autoren sowohl Bogen als auch Körperrudimente in verschiedenen Thierklassen gefunden, und zwar:

Neurapophysen (obere Bogen) bei: *Rhynchocephalen*, *Dinosauriern* (fossil) und *Lacertiliern* als konstante Rudimente, bei *Chelonia*, *Marsupialiern*, *Edentaten*, *Insectivoren* und *Primaten* als accidentelle Rudimente.

Centra (Körper) bei *Lacertiliern*, *Carnivoren* und *Primaten*. Der ganze Wirbel soll nach den Autoren dem Atlas der *Anamnier* entsprechen.

Den folgenden Untersuchungen stehen die Befunde ALBRECHT's (23) und DOLLO's (28) am nächsten, welche rudimentäre Centren des Proatlas bei *Primaten* betreffen. Dieselben mögen daher hier eine eingehendere Besprechung erfahren.

ALBRECHT's Befund stammt von einem *Macacus arctoides*. In seiner Zusammenfassung sagt der Verfasser: »En resumé nous avons trouvé chez un scelette de *Macacus arctoides* I Geoffr. le centre du proatlas réuni par la partie préproatlantique du ligament suspenseur de la dent au bord caudal du basioccipital. Ce ligament consiste donc en deux parties, qui ont la valeur morphologique de fibrocartilages intervertebraux.«

Albrecht scheidet durch dieses Centrum das Lig. suspensorium dentis in zwei Fibrocartilagines, eine »proatlanto-occipitale« und eine »proatlanto-atlantique«. Der diesem Centrum zugehörige Spinalnerv ist der zwischen Hinterhaupt und Atlas austretende.

Dollo fand das Knöchelchen bei einem *Macacus*, einem *Cynocephalus* und einem *Hunde*. Beim *Macacus* und beim *Hund* ist dieses Centrum des Proatlas ein »osselet pisiforme«.

Bei *Cynocephalus* sagt er: »L'osselet est ici plutôt aplati trapezoidal.« Bei allen dreien ist es »relié au bord caudal du basioccipital par un ligament« (Ligamentum suspensorium).

Beide Autoren halten die Funde für den Körper »das Centrum« des Proatlas. Es kann nach Beiden weder die craniale Epiphyse des Atlas noch die caudale des Hinterhauptes sein, da es mitten im Ligament liegt. Dollo hält es überdies für eine perichordale Ossification und glaubt, dass es knorpelig vorgebildet ist.

Auch Cornet (27) machte dieselben Befunde wie Dollo bei einem *Macacus* (von zwei untersuchten Fällen), hält aber denselben für eine accidentelle Verknöcherung des Ligamentum suspensorium, wie er auch im Gegensatz zu den beiden obigen Autoren die oberen Bogen eines Proatlas bei einem *Erinaceus* als Schaltknochen bezeichnet.

Übrigens finden sich auch bei Henle und Luschka bereits ähnliche Bildungen erwähnt.

Henle (36) sagt vom Ligamentum suspensorium dentis: »Es schließt zuweilen einen hyalinen Knorpelstreif ein« (nach Luschka).

Bei Luschka (40) findet man: »Nicht selten habe ich in ihm auch beim erwachsenen Menschen eine aus hyalinem Knorpel gebildete, von fibrösem Gewebe umschlossene Achsenformation gefunden.«

Die vorliegende Untersuchung wurde an der weißen Ratte durchgeführt. Verwendet wurden Sagittal-, Frontal- und Horizontalserien aus der Sammlung des hiesigen Institutes, und zwar: Frontalserie eines Rattenembryo von SS (Scheitel-Steißlänge) = 5 mm.

Sagittalserien vom Rattenembryo SS = 9 mm
» » » SS = 10 »
» » » SS = 11 mm
» » » SS = 12 »
» » » SS = 13 »
» » » SS = 15 »
» » » SS = 20 »
» » » SS = 27 »

Außerdem eine Sagittalserie der neugeborenen Ratte.

Horizontalserien vom Rattenembryo SS = 7 mm
» » » SS = 10 »
» » » SS = 11 » (zwei Serien)
» » » SS = 12 »
» » » SS = 15 »
» » » SS = 19 »

Gefärbt wurde zum Theil mit Kochenille-Alaun nach Czokor, meist aber wurde, besonders bei älteren Embryonen, die Hämatoxylin-Eosinfärbung verwendet, weil es sich hier vielfach um das erste Auftreten von Knorpel handelte. Zur näheren Bestimmung des Entwicklungsstadiums gebe ich bei jedem Embryo außer den Längenmaßen noch die Beschreibung der äußeren Form und der Entwicklungsverhältnisse des Aortenbogensystems, jedoch nur bis zum Stadium von 10 mm SS, da bei diesem dasselbe bereits definitiv ausgebildet ist, und auch die äußere Form nichts genügend Charakteristisches mehr darbietet. Ich benutze also von diesem Stadium an nur das Längenmaß zur Altersbestimmung. Die Untersuchung bezieht sich auf die Brust- und Halsregion und den Occipitalwirbel. Dabei nahm ich, abweichend von Froriep, als Ausgangspunkt meiner Untersuchungen die Brustwirbelsäule, da diese am deutlichsten den Typus der Entwicklung zeigt.

Wenn im Verlaufe dieser Arbeit auch Manches wiederholt werden musste, was schon von anderen Autoren an anderem Material mitgetheilt wurde, so schien mir dies unvermeidlich, da die besonderen Entwicklungsverhältnisse bei der Ratte, die in einer Reihe von Punkten von dem bisher Bekannten abweichen, sonst unverständlich wären.

Ich beginne zunächst mit der Beschreibung der Serien.

I.

Embryo *A* SS = 5 mm.
Embryo *B* SS = 7 mm.

Der Embryo besitzt einen wohl ausgebildeten Mandibularbogen, dessen Oberkieferfortsatz mit dem Stirnfortsatz bereits zu verschmelzen beginnt; daran anschließend der Hyoidbogen. Cervicalbucht deutlich sichtbar, Geruchsorgan als Grübchen angelegt, Gehörbläschen äußerlich nicht wahrnehmbar. Extremitäten stummelförmig.

Der Embryo besitzt erst drei Aortenbogen. Er wurde in eine Serie von 10 μ Schnittdicke zerlegt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Die Schnittrichtung trifft die Hals- und Caudalregion frontal, die Mitte horizontal.

Da die frontal getroffene Caudalregion die primärsten Verhältnisse zeigt, und mir ein jüngeres Stadium nicht zur Verfügung stand, so möge dieselbe hier kurz Erwähnung finden.

Die Schnitte (Fig. 1) zeigen drei bis vier Ursegmente und die von ihnen herstammenden Sclerotome, die sich gegen die Chorda und das Rückenmark hin vorgeschoben haben. Die ersteren bestehen aus den für sie charakteristischen cylindrischen Zellen. Außen- und Innenlamelle sind an den meisten noch deutlich. Die im Centrum der Urwirbel gelegene Urwirbelhöhle setzt sich in die Sclerotome als v. Ebner'sche Intervertebralspalte fort. Im Inneren der Urwirbelhöhle finden sich spindelförmige Zellen mit länglichem Kern als Anlagen der Myomeren, die an einzelnen Stellen bereits in die Intervertebralspalte vorzudringen scheinen, wie dies Männer bei Reptilien beobachtete.

Von den beiden durch die Intervertebralspalten getrennten Sclerotomhälften besteht sowohl die craniale als die caudale gleichmäßig aus dicht gedrängten Zellen mit großen Kernen. Dieselben stehen lateral in der Nähe der Ursegmente noch dichter als medial. Die Sclerotome reichen in dorsaler Richtung nirgends über das ventrale Ende der Spinalganglien hinaus. Die Abgrenzung der von einem Urwirbel abstammenden Sclerotomhälften gegen die des nächsten, bilden die Arteriae interprotovertebrales.

Die Region des Halses (Fig. 2) und die des Rumpfes zeigen, auf ziemlich gleicher Entwicklungsstufe stehend, gegenüber der Schwanzregion, bereits einen bedeutenden Fortschritt.

An den Frontalschnitten sieht man die Chorda dorsalis als einen in ihrem ganzen Verlaufe gleich dicken Strang von ca. 25 μ im Durchmesser. Sie besteht aus dicht gedrängten Zellen mit großen runden Kernen. Den Strang entlang stehen die Zellen etwas dichter, als in der Umgebung. Dies ist die Perichordalschicht der Autoren. Was die Urwirbel und ihre Abkömmlinge, Sclerotom und Myotom betrifft, so gilt davon Folgendes: Von den Urwirbeln ist — ausgenommen an den Horizontalschnitten der Thorakalregion — wo sich noch einzelne ihrer charakteristischen Zellen an den hinteren Rändern der Myomeren finden, nichts mehr wahrzunehmen. Die Myomeren selbst sind zu bauchigen, spindelförmigen Körpern ausgewachsen. Ihre Zellen sind ebenfalls deutlich spindelförmig mit ovalem oder stäbchenförmigem Kern. Ihr medialer Rand springt, wie dies besonders deutlich an den dorsal von der Chorda gelegenen Schnitten zu sehen ist, medialwärts gegen das Sclerotom hin keilförmig vor und zwar gerade an jener Stelle, wo, wie die caudalen Schnitte zeigen, die Intervertebralspalte lag. Von dieser selbst ist hier nichts mehr zu sehen.

Die Sclerotome, die durch das Vordringen des Myotoms wie durch einen Keil aus einander gedrängt erscheinen, zeigen hier ein wesentlich anderes Aussehen. Man sieht nämlich helle und dunkle Streifen mit einander abwechseln, von denen jeder dunkle mit dem cranialwärts von ihm gelegenen hellen, als von demselben Ursegment stammend, zusammengehören. Die ersteren (dunklen) sind die aus dicht gedrängten Zellen bestehenden caudalen, die letzeren die aus nur locker gefügten Elementen bestehenden cranialen Sclerotomhälften, welche die in diesem Stadium auch am Halse noch direkt von der Aorta abgehenden Arteriae interprotovertebrales und die zugehörigen Spinalnerven enthalten. Beide liegen lateral nahe der Myomere. Ich habe nun oben erwähnt, dass durch das keilartige Vordringen des Myotoms zwischen die beiden einem Ursegmente zugehörigen Sclerotomhälften, dieselben wie aus einander gedrängt erscheinen, wesshalb sie nicht mehr einfach quer liegen, sondern die craniale etwas cranialwärts, die caudale etwas caudalwärts abgebogen ist. Diese Thatsache ergiebt nun, dass der Embryo in der vordersten Halsregion sich bereits im Übergangsstadium zum Froriep'schen »primitiven Zustand der Wirbelsäule« befindet; d. h. wir haben es hier mit der beginnenden »Umgliederung der Wirbelsäule« zu thun. Die dunklen caudalen Sclerotomhälften, welche die hellen cranialen des folgenden Sclerotoms von der Seite her umgreifen und so mit ihr in innigere Beziehung treten, sind die ersten Anlagen der Primitivwirbelbogen. Die folgenden (hellen) cranialen des nächsten caudalen Sclerotoms sind »Körperbezirk«. Die Verbindung der beiderseitigen Sclerotomhälften erfolgt ventral und dorsal von der Chorda. Während aber die letztere Verbindung nur aus einer oder zwei Zellreihen besteht, die sich zwischen Rückenmark und Chorda dorsalis einschieben, so ist die erstere ein breiter Zug von Zellen, deren größte Achse in querer Richtung zieht.

Die vorliegende Abbildung (Fig. 2), welche die drei vordersten Wirbelanlagen darstellt, zeigt, dass dieselben in diesem Stadium nicht als specifische Bildungen zu erkennen sind. Ihre Differenzirung gelingt erst durch die Betrachtung der Gefäße. Dieselbe ergiebt Folgendes: Die erste caudale (dunkle) Sclerotomhälfte, oder der erste »Primitivwirbelbogen« muss der Anlage des Hinterhauptes angehören, da die mit dem ersten Spinalnerven verlaufende Arteria interprotovertebralis caudal davon liegt[1]. Es ist daher diese Anlage mit der von FRORIEP als Wirbelanlage in der Occipitalregion bezeichneten identisch. In der vom selben Urwirbel herstammenden cranialen Sclerotomhälfte liegt lateral der ihr als Spinalnerv zugehörige Nervus hypoglossus. Cranialwärts besitzt diese Sclerotomhälfte keine Grenze mehr. Als letzten Rest der Metamerie sieht man neben ihr noch eine Myomere. Die dem Primitivwirbelbogen des Occipitalwirbels folgende helle craniale Sclerotomhälfte bildet nach der »Neugliederung der Wirbelsäule« den Körperbezirk der Occipitalwirbelanlage. Die ihr folgende dunkle ist der Primitivwirbelbogen des Atlas, die caudal davon gelegene helle sein Körperbezirk. In gleicher Weise folgen dann Primitivwirbelbogen und Körperbezirk des Epistropheus und der übrigen Wirbel. In jedem Körperbezirk liegt lateral der dem betreffenden Wirbel zugehörige Spinalnerv und die Interprotovertebralarterie, woraus hervorgeht, dass nach der »Umgliederung« der Nervus spinalis I und die Arteria interprotovertebralis I (II) dem Occipitalwirbel angehören, während der cranial von ihm liegende Nervus hypoglossus einem nicht mehr angelegten Wirbel, in dessen Körperbezirk er liegt, als modificirter Spinalnerv zukommt.

Die Schnitte des Embryo *B* zeigen vollkommen horizontal getroffen in der Brust- und Halsregion nichts Neues, bieten jedoch für die Verhältnisse an den Anlagen des Atlas und des Occipitalwirbel eine wichtige Ergänzung. Während nämlich, wie oben erwähnt, an den Anlagen der übrigen primitiven Wirbel die Verbindung der rechten und linken Hälfte sowohl dorsal wie ventral von der Chorda in dichteren Zellreihen erfolgt, sehen wir sowohl an der Atlas- wie an der Occipitalwirbelbogenanlage, dass die Hälften der »Primitivwirbelbogen« sich an der ventralen Seite der Chorda, und zwar sogar in ziemlich beträchtlichem Abstande von ihr, durch dichte Zellreihen verbinden. Nur am cranialen Ende der Atlasanlage finden sich auch dorsal von der Chorda dichtere Zellreihen; jedoch überragt auch hier der ventral von der Chorda gelegene Theil den dorsalen an Mächtigkeit.

---

[1] Die mit dem Nervus hypoglossus verlaufende (erste) Arteria interprotovertebralis [HOCHSTETTER, Morpholog. Jahrbuch Bd. XVI] ist bei diesem Embryo nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen. Zur Bestimmung der einzelnen Primitivwirbelbogen wurden die Interprotovertebralarterien benutzt, da diese genau die Grenzen zwischen den einzelnen Sclerotomhälften einhalten, während die Spinalnerven eigentlich in der hellen Sclerotomhälfte gelegen sind.

Dem ersten Spinalnerven fehlt die dorsale Wurzel mit dem Spinalganglion.

II.

Rattenembryo (SS = 9 mm, Färbung Hämatoxylin-Eosin. Schnittdicke 10 μ).

Die äußere Ansicht dieses Embryos zeigt Folgendes: Auge nahezu vollständig entwickelt, äußeres Ohr in Form eines Grübchen sichtbar. Nasenfortsatz mit dem Oberkiefer noch nicht vollkommen verwachsen, Rautenhirn durch die allgemeinen Decken nur mehr undeutlich zu sehen. Die Extremitäten zeigen bereits Andeutung von Gliederung.

Das Aortenbogensystem zeigt in diesem Stadium: 1) An Stelle des Carotisbogens eine Carotis communis mit den beiden Hauptästen. 2) Vorhandensein beider Aortenbogen, von denen jedoch der rechte bereits viel schwächer als der linke ist. 3) Obliteration des rechten Pulmonalbogens bei bestehendem linken. (Ductus Botalli.)

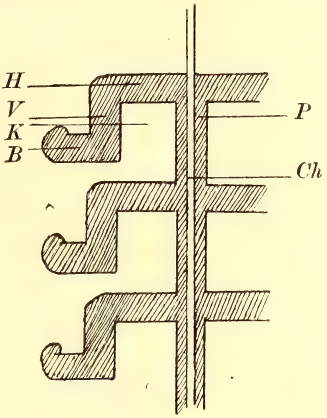
Die Entwicklung der Wirbelsäule bietet folgendes Verhalten (Fig. 3):

Die Chorda dorsalis ist auch hier noch ein allenthalben gleich dicker Strang von ca. 20 μ im Querdurchmesser, der aus den bereits oben beschriebenen Zellen besteht.

Der Verlauf der Chorda ist im Rumpf ein ziemlich geradliniger. Erst circa in der Höhe der vierten Halswirbelanlage beginnt sie sich in sanfter gleichmäßiger Krümmung allmählich ventralwärts zu wenden, um auf der cranialen Fläche der Schädelbasis nach vorn zu verlaufen und in der Nähe der Hypophyse zu enden.

Die Perichordalschicht, aus zwei bis drei Zellreihen bestehend, ist ebenfalls schärfer ausgeprägt, als bei den früheren Stadien. Eine außerordentliche Volumzunahme zeigen die primitiven Wirbelbogen, besonders in ihren Perichordaltheilen. Diese perichordalen Theile der »Primitivwirbelbogen«, d. h. ihre Ansätze an der Chorda, sind zu mächtigen, ovalen, aus dicht gedrängten Zellen bestehenden Massen angewachsen, die gegen die Perichordalschicht nicht mehr abgrenzbar sind, wesshalb die letztere nur in den Körperbezirken sichtbar ist. Weiter lateral nehmen sie an Mächtigkeit ab und bilden quere, im Sagittalschnitt ungefähr rechteckige Platten. Noch weiter lateral nehmen sie wieder an Breite zu, so dass die dichten Zellhaufen der einzelnen primitiven Bogen sich nahezu berühren. Am dorsalen Ende dieser Verdichtungen, und zwar nahe ihrem unteren Rande, sieht man einen kleinen aus gleichem Gewebe bestehenden Fortsatz abgehen, der die Wurzel des definitiven Bogens darstellt.

Verfolgt man die Sagittalserie lateralwärts, so sieht man den weiteren Verlauf der Bogen mit den zwischen ihnen liegenden Spinalnerven und Interprotovertebralarterien. Die Bogen reichen dorsalwärts nur bis an den ventralen Rand des Ganglions, lateral dringen sie zwischen die Myomeren ein. Irgend welche Anlage von Knorpelgewebe fehlt. Aus dem oben Gesagten ergiebt sich, dass der Primitivwirbelbogen aus folgenden Theilen besteht: 1) einer Horizontalplatte, die mit der Perichordalschicht in innigem Zusammenhang steht und auf sie meniscusartig übergeht (Vorläufer der Bandscheibe), 2) einer Vertikalplatte (späteres Verbindungsstück zwischen Bogen und Körper), an deren hinterem Rand 3) der eigentliche Bogen abgeht (Textfig. 1). Der Primitivwirbelbogen zeigt in allen seinen Theilen eine ganz gleichmäßige Struktur. Er besteht durchweg aus dicht gedrängten stark sich färbenden Zellen. Die eigenthümliche Form seiner Anlage bedingt eine starke Einengung des Körperbezirkes. Dieser besteht aus zwei kleinen Feldern zu beiden Seiten der Perichordalschicht. Seine Grenzen sind: cranial und zum Theil auch vorn die Horizontalplatte, lateral die Vertikalplatte des primitiven Wirbelbogens,



Textfig. 1.
Drei Primitivwirbelbogen vor ihrer Theilung und dem Auftreten des Körpers (schematischer Frontalschnitt). *Ch*, Chorda dorsalis; *P*, Perichordalschicht; *H*, Horizontalplatte; *V*, Vertikalplatte; *B*, Bogen; *K*. Körperbezirk.

dorsal in der Mitte die Anlage des Lig. longitudinale posterius. Seitlich davon fehlt jede Begrenzung, eben so zum größten Theile vorn. Die caudale Grenze bildet die Horizontalplatte der folgenden Wirbelbogenanlage. Das Gewebe des Körperbezirks ist noch das typische, lockere Gewebe der hellen Sclerotomhälfte. Dieses eben beschriebene, fast schematische Verhalten zeigen nur die Thorakalwirbel.

Die Halswirbel bieten eine geringe Abweichung, die, wie der Mittelschnitt (Fig. 3) lehrt, darin besteht, dass zunächst die von der Chorda durchsetzten Horizontalplatten nach vorn geneigt sind und etwa keilförmige Gestalt haben. Ferner ist hier die Abgrenzung der Vertikalplatten gegen die eigentlichen Bogen hin nur undeutlich ausgesprochen, da sie nicht am hinteren Rand derselben, sondern mehr seitwärts abgehen. In den Bogen sieht man bereits die Anastomosen der Arteriae interprotovertebrales (Arteria vertebralis) (Fig. 4), während sie selbst den Zusammenhang mit der Aorta aufgegeben haben. Zwischen den Bogen treten die Spinalnerven durch.

Epistropheus. Derselbe verhält sich in seiner Entwicklung wie die übrigen Halswirbel.

Der Atlas und der vor ihm gelegene Occipitalwirbel Froriep's zeigen manche wesentliche Abweichung von der typischen Bildung. Zunächst fällt hier die mächtigere Entwicklung der Perichordalschicht auf, die in dem Körperbezirk des Atlas aus ca. drei bis vier Zellreihen besteht und im Körperbezirk des Occipitalwirbels in Form eines kugeligen Zellhaufens endet. Das Ende der Perichordalschicht liegt etwas dorsal vom Mittelstück des primitiven Occipitalwirbelbogens.

Auch die primitiven Wirbelbogen des Atlas und des Occipitalwirbels zeigen eine eigenthümliche Übereinstimmung, wie schon bei dem Embryo von 7 mm und können daher zusammen abgehandelt werden. Vor Allem stehen sie zu den anderen Wirbeln dadurch in Gegensatz, dass eine eigentliche Horizontalplatte nicht existirt, weil ihre Bogen nicht an die Perichordalschicht angelagert, sondern ventral von der Chorda spangenartig verbunden sind. Daher ist hier die Perichordalschicht gegen eine Hypochordalschicht deutlich abgegrenzt. In der Hinterhauptanlage beruht dies auf dem bereits erwähnten eigenthümlichen Verlauf der Chorda unter dem cranialen Perichondrium, den sie sowohl über dem Occipitalwirbel, wie über dem scheinbar ungegliederten Abschnitt beibehält. Auch seitlich legt sich der Primitivwirbelbogen weder beim Atlas noch beim Occipitalwirbel dicht der Perichordalschicht an.

Sowohl der primitive Atlas- wie der Occipitalwirbelbogen sind außerdem den typischen Primitivwirbeln gegenüber dadurch charakterisirt, dass sie in ihrem perichordalen Theil keine Verbreiterung zeigen, ja dass im Gegentheil eher der eigentliche Bogen im craniocaudalen Sinne verbreitert ist. Daraus ergiebt sich, dass diese Primitivwirbelbogen ihren zugehörigen Körperbezirk seitlich nicht begrenzen; das heißt den Primitivwirbelbogen des Atlas und des Occipitalwirbels fehlt die Vertikalplatte.

In dorsaler Richtung reichen die Bogen der beiden Wirbel ziemlich gleich weit, aber beide um ein Beträchtliches weiter, als die der übrigen Wirbel. Lateralwärts jedoch überragt der Occipitalwirbel auch den Atlas an Ausdehnung. Zwischen den Anlagen der beiden Wirbel liegt die in den Schädel eintretende Arteria vertebralis und der durch das Fehlen des Spinalganglions charakterisirte Nervus spinalis I (Fig. 4). Dem vor der Chorda gelegenen ventralen Verbindungsstück des Occipitalwirbels ist eine besondere Gewebsformation eigen. Man sieht hier nämlich das erste Auftreten von Knorpel. Dasselbe kennzeichnet sich dadurch, dass man in der Mitte der Anlage regelmäßig angeordnete Zellen mit großen, runden, hellen Kernen sehen kann, die eine sehr dunkel gefärbte Kernmembran besitzen. Das Protoplasma bildet, wie die Hämatoxolin-Eosin Färbung deutlich zeigt, um die Kerne cirkulär angeordnete, fädige, blass violett gefärbte Massen, die sich auch unter einander verbinden.

Im Inneren des »scheinbar ungegliederten Abschnittes« ist ebenfalls Knorpel im Beginne der Entwicklung zu sehen. Derselbe ist von dem des Occipitalwirbels vollkommen getrennt. Die Verbindung bildet ein Streifen von Zellen ohne charakteristische Merkmale.

Seitlich, wo Knorpelgewebe fehlt, ist die Verbindung beider Anlagen, die aus dicht gedrängten Zellen bestehen, eine so innige, dass sie gegen einander nicht abgrenzbar sind. Verfolgt man die Serie weiter seitwärts, so verschwindet die Anlage des »scheinbar ungegliederten Abschnittes« immer mehr, so dass dieselbe am Sagittalschnitt winklig gegen den Occipitalwirbelbogen abgeknickt, wie ein schief aufsteigender Fortsatz desselben aussieht. Gerade in dem Winkel ist der Durchtritt der Hypoglossuswurzeln, und somit ist hier wieder die Grenze zwischen Occipitalwirbelanlage und der des »scheinbar ungegliederten Abschnittes« deutlich sichtbar (Fig. 4).

III.

Rattenembryonen SS = 10 mm.

Außere Ansicht: Grenze zwischen Stirn- und Oberkieferfortsatz nur mehr als leichte Einsenkung erkennbar, Ohrmuschel in Form einer spitzen Erhebung angelegt, Extremitäten gegliedert, die vorderen auch im distalen Segment.

Von diesen Embryonen wurde einer in eine sagittale, der andere in eine horizontale Serie von der Schnittdicke 10 μ zerlegt. Der eine wurde mit Kochenille-Alaun, der zweite nur zum Studium der Anlage des Knorpels mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Im Übrigen wurden die Entwicklungsverhältnisse nach dem ersten beschrieben.

Das Aortenbogensystem dieses Stadium zeigt bereits die definitiven Verhältnisse.

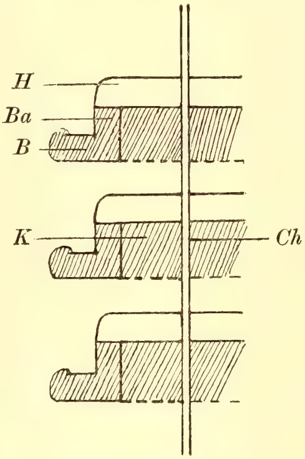
Die Chorda dorsalis hat sich schon vollkommen von dem sie umgebenden Gewebe losgelöst und verläuft nun scheinbar in einem Hohlraume, welcher von Dursy so aufgefasst, als »Chordakanal« bezeichnet wurde. Ihr Durchmesser ist noch immer an allen Stellen ein gleich großer. Die Zellstruktur der Chorda ist die gleiche wie früher, nur scheinen die Zellen dort, wo die Region der späteren Bandscheiben liegt, das ist also wo die primitiven Wirbelbogen von der Perichordalschicht abgehen, etwas dichter zu stehen. Außerdem ist die wellige feine Membran, die die Chorda gegen die Umgebung früher abgrenzte, nunmehr verschwunden. Nur ganz vorn im Schädel, nahe der Hypophysenanlage, wo die Chorda endet, sieht man noch Reste derselben. Der Verlauf der Chorda im Schädel verhält sich wie früher.

Die Veränderungen, die die Wirbelsäulenanlage selbst betreffen, bestehen zunächst darin, dass im Gebiete der typischen Wirbel der Brustregion die Perichordalschicht vollkommen verschwunden ist (Fig. 5). Ferner zeigen sich hier eigenthümliche Veränderungen im Primitivwirbelbogen, wie auch im Körperbezirk. Der Primitivwirbelbogen bestand früher aus der Horizontalplatte und der Vertikalplatte mit dem eigentlichen Bogen, welcher an ihrem hinteren Rande abging. Seine Theile bildeten ein einheitliches Ganzes, das gleichmäßig aus einem dichten, zelligen Gewebe bestand. Nunmehr aber zeigt sich deutlich eine Theilung des Primitivwirbelbogens in zwei Stücke, die sich durch verschiedene Gewebsdichte gegen einander abgrenzen. Es sind dies die aus sehr dicht gedrängten Zellen bestehende, dunkel gefärbte Horizontalplatte und die hellere, lockerer gefügte

Vertikalplatte mit dem eigentlichen Bogen, welch' letzterer wieder eine dichtere Struktur besitzt. Das erklärt auch die eigenthümlichen Bilder an lateralen Sagittalschnitten. Man sieht hier immer dunkle Zellanhäufungen und darunter hellere, die aber nicht so hell wie das Gewebe des Körperbezirkes sind. Erstere entsprechen der Horizontal-, letztere der Vertikalplatte. Das hellere Gewebe der Vertikalplatte verschmälert sich allmählich in dorsoventraler Richtung und ist schließlich als beginnender eigentlicher Bogen dem dichteren Gewebe der Horizontalplatte, und zwar ihrem unteren Rande dorsal angelagert (Fig. 6).

Von hier weiter lateral nimmt die Horizontalplatte immer mehr an Dichte des Gewebes ab, um schließlich ganz zu verschwinden, während umgekehrt der Bogen aus dicht stehenden Zellen besteht; in seiner Achse ist bereits eine Aufhellung mit regelmäßiger Anordnung der Zellen als erste Anlage von Knorpel zu sehen. Der Knorpel beginnt in ziemlichem Abstand vom lateralen Rand des Körpers. Die Verknorpelung erfolgt nahezu im ganzen Bogen gleichzeitig. Der Bogen selbst ist dorsalwärts so weit vorgerückt, dass er das Ganglion von der lateralen Seite her umgreift.

Die früher dargestellten Veränderungen in den Anlagen des Primitivwirbelbogens lassen erkennen, dass derselbe eigentlich nicht mehr besteht, und man diese Bezeichnung nun nicht mehr anwenden kann. Ich sehe daher in der Folge davon ab. Gleichzeitig glaube ich aber für die Vertikalplatte den Ausdruck »Bogenbase« setzen zu dürfen, welcher von Goette für das Ansatzstück des Bogens am Körper bei Reptilien gebraucht wurde. Ich thue dies — ohne diese Theile einander unbedingt homolog setzen zu wollen — abgesehen von der Bequemlichkeit des Ausdruckes desshalb, weil, wie wir später sehen werden, durch die Verknorpelung dieses Theiles die Einheit von Körper und Bogen hergestellt wird (Textfig. 2). Auch der Körperbezirk (Fig. 5) hat eine auffällige Veränderung erfahren, zunächst dadurch, dass, wie man an der Sagittalserie sieht, die Perichordalschicht nahezu vollkommen verschwunden ist. An der Horizon-



Textfig. 2.
Drei Primitivwirbelbogen nach ihrer Theilung und dem Auftreten des Körpers (schematischer Frontalschnitt). *Ch*, Chorda dorsalis; *H*, Horizontalplatte; *Ba* = *V*, Bogenbase; *B*, Bogen; *K*, Körper.

talserie ist sie, wenn auch nicht scharf abgegrenzt, dennoch nachweisbar. Die Begrenzungen des Körperbezirks sind im Wesentlichen dieselben geblieben. Es bildet daher die »Bogenbase« selbstverständlich die seitliche Begrenzung des Körperbezirkes.

Von Wichtigkeit ist das Auftreten erster Knorpelanlagen im Wirbelkörper; dasselbe erfolgt, wie die Horizontalserie zeigt, hier etwas früher als im Bogen und ist bilateral in zwei Herden zu beiden Seiten der Chorda dorsalis zu sehen; jedoch erfolgt die Verschmelzung zu einem ringförmigen Knorpel sehr rasch. Dabei entsteht derselbe thatsächlich aus dem lockeren Gewebe der hellen Sclerotomhälfte, die bis zum vorigen Stadium aus distant stehenden, durch Ausläufer verbundenen Zellen bestand. Eine Verdichtung des Gewebes, wie es im Bogen vor der Verknorpelung besteht, ist hier nicht wahrzunehmen. Die Kochenille-Alaunfärbung zeigt Zellen mit großen, runden, hellen Kernen, die ziemlich regelmäßig angeordnet sind; zwischen ihnen liegt eine ungefärbte Grundsubstanz. Verbindungen zwischen den Zellen sind nicht mehr vorhanden. Im mit Hämatoxylin gefärbten Präparate erscheinen die Kerne blassblau gefärbt, mit deutlich dunklerer Kernmembran. Die Grundsubstanz ist ziemlich diffus blau gefärbt, zwischen den Zellen sieht man an einzelnen Stellen Andeutung von Kittlinien.

An den Halswirbeln sind die Verhältnisse eben so. Bilaterale Anlage des Körperknorpels, der hier früher auftritt als im Bogen und die eigenthümliche Umwandlung des primitiven Wirbelbogens. Die Horizontalplatte erscheint gerade so, wie an der Brustwirbelsäule in der Mitte verschmälert, so dass sie am Sagittalschnitt (Fig. 5) wie biskuitförmig aussieht. Abweichend von der Brustwirbelsäule ist das Verhältnis der Bogenbase und des Bogens, weil der letztere nicht am hinteren Rande derselben in schief dorsaler Richtung abgeht, sondern vielmehr lateral breit an die Bogenbase angesetzt von ihr entspringt und dann erst dorsalwärts abbiegt. Desshalb zeigen die lateral von der Chorda gelegenen Schnitte näher der Mitte eine craniale aus dicht gedrängten dunkel gefärbtem Gewebe bestehende Schicht (Horizontalplatte), die lateralwärts immer mehr an Dichte abnimmt und schließlich ganz verschwindet, während dies bei der caudal davon gelegenen Bogenbase mit dem Bogen sich gerade umgekehrt verhält. Daher lassen sich die beiden durch die Differenz ihres Baues, wenn auch schwieriger als in der Brustregion, von einander abgrenzen. Durch diese Art des Bogenansatzes in der Halsregion werden auch Bilder, wie das in Fig. 7 abgebildete, verständlich, wo der Rest der Horizontalplatte als hellere Masse der dichteren des Bogenwurzelstückes cranial aufsitzt.

Der Epistropheus zeigt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Nur ist die Sonderung des primitiven Wirbelbogens in seine Bestandtheile noch nicht zu sehen. Der Fortschritt der Entwicklung gegenüber dem früheren Stadium besteht in dem Auftreten von Knorpel in der Körper- und Bogenanlage.

Atlas und Occipitalwirbel (Fig. 5). Im Körperbezirk des ersteren ist die bilaterale Knorpelanlage bedeutend kleiner als an den übrigen Wirbeln, besonders desshalb, weil hier die Perichordalschicht noch deutlich erhalten ist.

Die ventrale Spange des Atlasbogens hat sich von der Horizontalplatte nahezu vollkommen getrennt und liegt vor dem zugehörigen Körper. Sie ist am Sagittalschnitt ein runder Zellhaufen aus dicht gedrängten, stark mit Kochenille tingirten Zellen. Knorpelbildung fehlt noch, während sie im eigentlichen Bogen an der Sagittalserie schon zu sehen ist. An der Horizontalserie fehlt sie auch hier. Die Bogen des Atlas überragen auch jetzt die der übrigen Wirbel beträchtlich an Ausdehnung in dorsaler Richtung. An den zwischen Atlas und Occipitalwirbel gelegenen Nerven und an der Arteria vertebralis bestehen die bereits geschilderten Verhältnisse.

Einen ziemlich beträchtlichen Unterschied den übrigen Wirbeln gegenüber zeigt der Körperbezirk des Occipitalwirbels. Es ist nämlich hier das craniale Ende der Perichordalschicht weiter gewachsen und zeigt eine deutliche Kugelgestalt von folgenden Durchmessern:

craniocaudal	ca.	120 μ
dorsoventral	ca.	100 μ
quer	ca.	100 μ.

Die Zellkerne derselben sind oval und sowohl mit Kochenille, wie Hämatoxylin stark tingirt. Gegen die Horizontalplatte des Primitivwirbelbogens des Atlas ist diese Bildung nicht abgrenzbar, sondern erscheint als ein ihr aufgesetzter Zapfen, durch dessen Mitte die Chorda zieht. Cranial legt sie sich der Mitte der ventralen Verbindungsspange des Occipitalwirbelbogens an.

Die Bogenanlage des Occipitalwirbels zeigt auch einen wesentlichen Entwicklungsfortschritt. Der im ventralen Verbindungsstück bereits im vorigen Stadium wahrnehmbare Knorpel hat sich mächtig weiter entwickelt. Auch in den Bogen ist nunmehr deutliche Knorpelbildung zu sehen, jedoch hängen die Knorpel derselben mit dem des ventralen Verbindungsstückes nicht zusammen, sondern sind durch eine noch unverknorpelte Strecke des Bogens von einander getrennt. Der scheinbar ungegliederte Abschnitt der Hinterhauptsanlage ist mit dem ventralen Verbindungsstück des Occipitalwirbelbogens vollkommen verschmolzen. Nur in der Mitte, eben dort wo die Chorda dorsalis über ihn hinwegzieht, sieht man eine Trennung der beiden Anlagen.

Die Grenze zwischen ihnen ist in Form einer im Knorpel befindlichen, durch Bindegewebe ausgefüllten Lücke gegeben. Die Durchmesser derselben betragen:

dorsoventral	ca.	90 μ
quer	ca.	110 μ.

Die über sie hinziehende Chorda erscheint etwas nach links verschoben. Seitlich ist die Grenze zwischen beiden Anlagen durch die zwischen ihnen durchtretenden Wurzeln des Nervus hypoglossus genau bestimmt.

IV.

Rattenembryonen SS = 11 mm.

Die untersuchten Serien sind eine mit Kochenille-Alaun gefärbte sagittale und zwei horizontale, von denen eine mit Kochenille-Alaun, die zweite mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt war. Die Schnittdicke betrug 10 μ.

Die Wirbelsäule zeigt in diesem Stadium nur wenig Veränderung. Die Chorda dorsalis befindet sich im Beginne deutlicher Rückbildung. Man sieht bereits eine Auflockerung, jedoch ohne eine Volumsverminderung im Gebiete der Körper, während im Gebiete der Horizontalplatte (Region der später sich entwickelnden Bandscheibe) die bekannten spindelförmigen Anschwellungen schon deutlich zu sehen sind.

Von der Perichordalschicht ist im Gebiete der typischen Brust- und Halswirbel nichts mehr vorhanden. Die Anlagen der Wirbelkörper haben an Größe bedeutend zugenommen. Der Körperknorpel steht mit dem Bogenknorpel durch die Verknorpelung der Bogenbasen bereits in Verbindung. Der Bogen ist in seiner ganzen Ausdehnung verknorpelt und reicht nunmehr bis an das dorsale Ende des Spinalganglions. Da die Vergrößerung des Wirbelkörpers in cranio-caudaler Richtung auf Kosten der ursprünglichen Horizontalplatte des Primitivwirbelbogens erfolgt, so sehen wir dieselbe reducirt. Diese Reduktion erfolgt hauptsächlich in der Mitte, wodurch die Horizontalplatte die Form eines Meniscus erhält. Die vorderste, über den Körperbezirk vorragende Partie des Meniscus zeigt überdies eine Veränderung ihrer Struktur. Die Zellen stehen hier nämlich nicht mehr so dicht gedrängt wie früher, und zwischen den runden Kernen sieht man auch zahlreiche stäbchenförmige Kerne, die zum Theil längsverlaufend, zum Theil aber deutlich koncentrisch angeordnet sind. Die Horizontalserie zeigt dasselbe. Es ist dies die erste Anlage des Annulus fibrosus, die in dieser Form nur an der Ventralseite besteht.

Die Halsregion zeigt so ziemlich die gleichen Verhältnisse wie die des Thorax. Die Unterschiede sind nur durch die Krümmung des Halses bedingt. Daraus ergiebt sich eine Neigung der Horizontalplatten in dorsoventraler Richtung, wodurch die Meniscusform weniger deutlich ausgeprägt ist, andererseits haben dadurch auch die Körper der Halswirbel eine keilförmige Gestalt. Die Basis des Keiles ist dem Rückenmark zugewendet. Außerdem zeigen auch die vor der Arteria vertebralis gelegenen Theile der Bogen, wie die Rippen schon im früheren Stadium, erste Andeutungen der Knorpelbildung. Die Verhältnisse der Spinalnerven und der Arteria vertebralis sind mit denen der früheren Stadien vollkommen identisch.

Der Epistropheus verhält sich eben so, wie die übrigen Halswirbel. Die zwischen seinem und dem Atlaskörper gelegene Horizontalplatte besteht noch.

Atlas und Occipitalwirbel: Am Atlaskörper hat sich, abgesehen von Größenzunahme und Fortentwicklung des Knorpels, nichts geändert. Dagegen zeigt sich im ventralen Bogen des Atlas deutlich der Beginn von Verknorpelung. Dieselbe erfolgt bilateral in zwei Herden, jederseits ca. 0,09 mm von der Mittellinie. Dies zeigt sowohl die Sagittalserie, wie die Horizontalserie. Man sieht rechts und links zwei Knorpelherde als deutliche Aufhellungen, während das Mittelstück, wie früher aus dicht gedrängten, dunkel gefärbten Zellen besteht (Fig. 8). Das schon früher beschriebene, im Körperbezirk des Occipitalwirbels gelegene vordere, kugelige Ende der Perichordalschicht zeigt, abgesehen von seiner Größenzunahme — seine Durchmesser betragen nunmehr —

cranio-caudal	ca. 120 μ
dorsoventral	ca. 150 μ
quer	ca. 100 μ

und von seiner schärferen Abgrenzung gegen den Rest der Horizontalplatte des Atlas zweierlei Veränderungen.

Erstens eine topographische: Es ragt nämlich jetzt über die craniale Fläche der ventralen Verbindungsspange der Occipitalwirbelanlage nach aufwärts. Daher ist nun das Lageverhältnis der ventralen Verbindungsspange des Occipitalwirbelbogens zu diesem Gebilde dasselbe, wie das des vorderen Atlasbogens zu seinem Körper. Außerdem ist durch diese Lageveränderung auch eine eigenthümliche Veränderung der Lage der Chorda bedingt. Während dieselbe früher in sanften Bogen auf das Hinterhaupt überging, findet sich jetzt an dieser Stelle eine scharfe winkelige Knickung (Fig. 10 folg. Embryo). Endlich sind dadurch die ventralen Spangen des Atlas und des Occipitalbogens näher an einander gerückt. Die zweite Veränderung besteht darin, dass im Inneren dieser kugeligen Anlage eine schwache Aufhellung des dicht karminisirten Gewebes zu sehen ist, wie dies überall für den Beginn von Knorpelbildung charakteristisch erscheint. Im Occipitalwirbel selbst hat sich die knorpelige Anlage des eigentlichen Bogens mit der der ventralen Verbindungsbrücke bereits vereinigt. An der Übergangsstelle erscheint am Horizontalschnitt (Fig. 9) als eine tiefe Grube, das Foramen hypoglossi. In derselben Frontalebene liegt auch jene Lücke im Knorpel, die in der Mittelebene die Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliedertem Abschnitt« bildet. Ihre Durchmesser sind[1]:

dorsoventral	ca.	100 μ
quer	ca.	70 μ.

Am Horizontalschnitt sieht man auch, wie die Chorda, die dieser Knorpelunterbrechung aufliegt, in einer tiefen Rinne zwischen zwei seitlichen Knorpelwällen gelegen ist. Rechts und links von ihr erscheinen auf dem Knorpel zahlreiche Gefäße.

V.

Rattenembryo SS = 12 mm.

Zur Untersuchung kamen eine sagittale Serie, Färbung: Kochenille-Alaun und eine horizontale, Färbung: Hämatoxylin-Eosin. Die Schnittdicke beträgt 10 μ. Auch in diesem Stadium zeigt die Entwicklung nur geringe Veränderungen, so dass der Embryo in der Hauptsache dem vorigen gleicht.

Fortschritte zeigt zunächst die Chorda in ihrer Rückbildung, so dass sie im Körperbezirk nur mehr aus ca. zwei bis drei lockeren Zellreihen besteht. Die Zellkerne zeigen deutlich denselben Charakter, wie die des sie umgebenden Knorpels. Das zwischen ihnen liegende Gewebe ist blassroth mit Karmin tingirt. Auch in dem die Chorda umgebenden »Chordakanal« Dursy's finden sich theils fädige, theils homogene, blass mit Karmin tingirte Massen. Die mit Hämatoxylin gefärbte Horizontalserie zeigt dieselben eben so wie den Knorpel stark mit Hämatoxylin blau gefärbt.

---

[1] Die in diesem Stadium so von Zahlen bei den übrigen Embryonen abweichenden Größenverhältnisse der Durchmesser dieser Lücke dürften wohl als eine individuelle Abweichung aufzufassen sein.

Die Anschwellungen der Chorda in den Resten der Horizontalplatte haben an Größe zugenommen. Weitaus die größte ist, wie im früheren Stadium, die im Atlas (und zwar hier in seinem Körper) gelegene, die die anderen besonders im Längsdurchmesser überragt. Der Verlauf der Chorda verhält sich wie in den früherem Stadium (Fig. 10). Eben so hat sich an den Anlagen der typischen Wirbel wenig geändert.

Die Körper haben auf Kosten der Horizontalplatte in craniocaudaler Richtung an Größe zugenommen. Die im vordersten Theile der Horizontalplatte bestehende Aufhellung verhält sich wie früher. Der Bogen ist in dorsaler Richtung kaum merklich gewachsen. Sein Verlauf ist zuerst gerade dorsal, dann aber biegt er stumpfwinkelig caudalwärts ab. An der Stelle der winkeligen Knickung, die sich ungefähr im vordersten Drittel des dorsalen Bogens befindet, erscheint derselbe auch verdickt. Diese Verdickungen sind die ersten Anlagen der Gelenkfortsätze. Die Verbindungen der auf einander folgenden Fortsätze bildet ein dichtes Gewebe, das, obwohl es noch keine bestimmte Struktur zeigt, wohl die Anlage des Bandapparates darstellt.

Der Epistropheus verhält sich so wie die übrigen Wirbel. Was den Atlas anlangt, so ist er wie früher den anderen Wirbeln in dorsaler Richtung im Wachsthum voraus. Der Körper des Atlas zeigt keine Veränderung. An der ventralen Spange sind die Knorpelherde der beiden Seiten immer noch getrennt, wenn sie auch schon sehr nahe an einander gerückt erscheinen. Auch fehlt eine völlig einheitliche knorpelige Verbindung des dorsalen und des ventralen Bogens, obwohl bereits eine Umwandlung des zwischenliegenden Gewebsstreifens zu Knorpel in den ersten Anfängen sichtbar ist.

Occipitalwirbel: Das im Körperbezirk des Occipitalwirbels gelegene vordere Ende der Perichordalschicht zeigt folgende Größenverhältnisse der Durchmesser:

dorsoventral	ca.	150 μ
craniocaudal	ca.	140 μ
quer	ca.	150 μ.

Die Aufhellung im Inneren derselben hat an Deutlichkeit und Ausdehnung auffallend zugenommen. Es finden sich in derselben wohl vereinzelte Zellen mit großen runden Kernen, jedoch ist eine typische Knorpelstruktur noch nicht nachweisbar. Die Abgrenzung gegen den Körper des Atlas bilden die Reste der Horizontalplatte dieses Wirbels. An der lateralen Seite der oben beschriebenen Anlage, deren Mitte die Chorda durchsetzt, zieht der erste Spinalnerv vorbei.

Die Bogen des Occipitalwirbels und ihre ventrale Verbindungsspange bilden jetzt eine einheitliche mächtige Knorpelmasse. Die in der Mitte des Basaltheils der Occipitalanlage befindliche lochförmige Unterbrechung im Knorpel, die, abgesehen vom Foramen hypoglossi die Grenze zwischen dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« und dem Occipitalwirbel bildet, hat mit dem Wachsthum ihrer Umgebung beträchtlich an Größe zugenommen, und überdies eine äußerst scharfe Umgrenzung erhalten. Durch diese in der Mitte, an der Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliederten Abschnitt« gelegene Lücke treten zwei Venen. Dieselben ziehen rechts und links an der Chorda dorsalis vorbei und bilden über ihr eine Anastomose. Sie stellen die Verbindung retropharyngealer Venennetze mit denen der Hirnhäute her. Es sind die letzteren jene Venen, die man auch schon im früheren Stadium nahe an die Lücke herantreten sehen konnte, ohne dass dieselbe von ihnen durchsetzt wurde (Fig. 11). Die Durchmesser der oben erwähnten Lücke betragen:

dorsoventral	ca. 100 μ
quer	ca. 240 μ.

VI.

Rattenembryo SS = 13 mm.

Der Embryo wurde sagittal geschnitten; gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eosin. Die Schnittdicke beträgt 10 μ.

Die Chorda dorsalis ist in diesem Stadium noch weiter rückgebildet. Sie zeigt deutliche Volumszunahme in der Zwischenwirbelregion, deutliche Volumsabnahme im Körperbezirk. Ihre Zellen haben theils große, runde, schwach gefärbte, theils kleine, dunkel gefärbte Kerne. Die Zellen sind durch etwas stärker violett gefärbte Stränge unter einander verbunden. Zwischen diesen liegt eine blassblaue Grundsubstanz, die auch Dursy's »Chordakanal« ausfüllt. Bei sehr starker Vergrößerung zeigt sich die scheinbar homogene Grundsubstanz als ein äußerst feinmaschiges Netzwerk. Der Bau der Wirbelsäule bietet, abgesehen von der beträchtlichen Größenzunahme, nur wenig Neues. Die Wirbelkörper sind vollkommen verknorpelt. Die Verknorpelung ist bereits so weit vorgeschritten, dass die Horizontalplatte in der Mitte bis auf ein, zwei Zellenreihen geschwunden ist (Fig. 12), und damit die knorpelige Verschmelzung der Körper eingeleitet erscheint (vgl. den folgenden Embryo).

Seitlich und eben so dorsal und ventral sind die Reste der ursprünglichen Horizontalplatte noch vorhanden. Der ventrale Abschnitt derselben zeigt hier deutlicher als in den früheren Stadien die schon erwähnte Auflockerung des Gewebes. Dieselbe besitzt jedoch eine von Knorpel wesentlich verschiedene Struktur. Man sieht (Fig. 12) größtentheils strangartig in craniocaudaler Richtung verlaufende Zellreihen. Was aber diese Partie von dem angrenzenden Knorpel besonders scharf abgrenzt, sind zahlreiche, dunkle, sehr kleine, stäbchenförmige, manchmal fast punktförmige Zellkerne. Zwischen ihnen befinden sich auch hellere, längliche Kerne, jedoch überwiegen die ersteren an Zahl. Durch diese eigenthümliche Struktur gegen die vordere, dichtere, längsverlaufende Schicht (Anlage des Ligamentum longitudinale anterius) abgegrenzt, dokumentirt sich dieses Gewebe als Anlage des Annulus fibrosus, um so mehr, da dasselbe auch an der Horizontalserie eines Embryo von 12 mm SS deutliche fibrilläre Struktur zeigt.

Der dorsale Theil des Horizontalplattenrestes steht in inniger Verbindung mit der längs der dorsalen Fläche der Wirbelkörper verlaufenden Anlage des Ligamentum longitudinale posterius.

Die Bogenanlagen unterscheiden sich gegenüber dem früheren Stadium nur durch die weitere Ausbildung des Knorpels und ihre Größenzunahme. Die Verbindung der Gelenkfortsätze zeigt noch keine ligamentöse Struktur.

Die Verhältnisse der Halswirbel sind im Wesentlichen die gleichen, wie die der Brustwirbel. Nur haben die Körper hier eine etwas andere Form. Sie sind nämlich, wie dies bereits von Froriep beschrieben wurde, in ihrem cranialen Antheile verjüngt.

Der Epistropheus unterscheidet sich von den übrigen Wirbeln nur dadurch, dass die knorpelige Verschmelzung seines Körpers mit dem des Atlas in größerer Breitenausdehnung erfolgt, als dies zwischen je zwei der anderen Wirbelkörper der Fall ist.

Der Körper des Atlas unterscheidet sich von denen der übrigen Halswirbel nicht wesentlich. Er ist eben so wie die anderen cranialwärts etwas verjüngt. Die Grenze zwischen den Körpern des Atlas und Epistropheus, die in großer Ausdehnung knorpelig verschmolzen sind, bildet nur mehr eine an der ventralen Seite gelegene Einziehung, in der sich, wie an allen Wirbeln, die Anlage des Annulus fibrosus befindet.

Der ventrale Atlasbogen ist vollkommen verknorpelt; jedoch zeigt sich deutlich, dass der Knorpel in der Mitte jünger ist als weiter lateral. Außerdem ist die Verschmelzung zwischen dorsalem und ventralem Bogen bereits eingetreten. Der Atlasbogen überragt in diesem Stadium die übrigen um ein Bedeutendes an Ausdehnung in dorsaler Richtung. Andererseits ist er auch lateralwärts über die folgenden Wirbelbogen ziemlich stark hinausgerückt. Dadurch ergiebt sich eine Veränderung im Verlauf des obersten Stückes der Arteria vertebralis. Sie muss nämlich nun, um auf die Schädelbasis zu gelangen, sich zuerst lateral und nach dem Verlassen der Knorpelrinne am Atlas wieder medialwärts wenden (definitive Lage der Arteria vertebralis).

Occipitalwirbel. Wir haben schon im früheren Stadium in der im Körperbezirk dieser Anlage liegenden, kugeligen Auftreibung eine Aufhellung gesehen, die in der Mitte der Auftreibung begann, von hier sich weiter ausdehnte und die auf beginnende Verknorpelung schließen ließ. Diese Verknorpelung ist nun thatsächlich eingetreten. Man sieht hier, wie früher an den übrigen Wirbeln durch blauviolett gefärbte Kittlinien von einander abgegrenzte Zellen, mit großen, runden, nur schwach tingirten Kernen. Die Grundsubstanz zeigt diffuse Blaufärbung. Wir haben es also hier mit einer selbständig verknorpelten Perichordalschicht zu thun, die uns die rudimentäre Anlage eines Wirbelkörpers vorstellt. Die Begründung dieser Behauptung möge in der Zusammenfassung am Schlusse ihren Platz finden.

Die eben erwähnte Wirbelkörperanlage ist aber in diesem Stadium in der Mitte nicht mehr selbständig, sondern bildet, mit dem Atlaskörper knorpelig verschmolzen, die Spitze des Dens epistrophei (Fig. 12). Seitlich jedoch ist die Grenze zwischen beiden Anlagen in Form mehrerer Reihen unverknorpelter Zellen (Reste der Horizontalplatte der Atlasanlage) noch deutlich sichtbar (Fig 13). Über diese Verhältnisse giebt auch die Abbildung des Plattenmodells deutlich Aufschluss (Fig. 14).

Die Durchmesser dieser nun knorpeligen Anlage betragen:

craniocaudal	ca. 150 μ
dorsoventral	ca. 180 μ
quer	ca. 180 μ.

Dieser rudimentäre Wirbelkörper reicht so weit in das Hinterhauptsloch hinauf, dass eine in der Medianebene durch die Mitte des ventralen Verbindungsstückes der Occipitalwirbelanlage gedachte Horizontale gerade die Grenze zwischen ihm und dem Atlaskörper treffen würde. Durch die Mitte der Anlage dieses Wirbelkörpers zieht die Chorda. Über ihre hintere und obere Fläche zieht das Ligamentum longitudinale posterius. An ihrer vorderen Seite liegt das ventrale Verbindungsstück des Occipitalwirbelbogens. Der Rest der an der cranialen Fläche des Atlas gelegenen Horizontalplatte ist in das Perichondrium der angrenzenden Knorpelanlagen aufgenommen (Fig. 12). In der Anlage des Occipitalwirbels selbst hat sich nichts wesentlich geändert. Die beiden Bogenhälften haben sich mit dem ventralen Verbindungsstück, wie mit dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt«, zu einer breiten, bis an die Gehörkapsel sich erstreckenden Platte vereinigt, von der sich der Bogen nur durch die Foramina hypoglossi und die mittlere Lücke abgrenzen lässt. Über dieser Lücke verläuft die Chorda, durch sie noch beide Venen.

Die Durchmesser der Lücke betragen:

dorsoventral	ca. 100 μ
quer	ca. 230 μ.

VII.

Rattenembryonen SS = 15 mm.

Zur Untersuchung gelangten eine Horizontal- und eine Sagittalserie, beide mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Die Schnittdicke beträgt 10 μ.

Die Chorda dorsalis ist in diesem Stadium in starker Rückbildung begriffen. Ihr Gewebe ist aufgelockert und enthält, wie dies besonders deutlich in den Anschwellungen der Zwischenwirbelregionen zu merken ist, Zellen mit großen Kernen und eine faserige Grundsubstanz. Der Verlauf der Chorda hat sich nicht geändert. Der »Chordakanal« Dursy's, der in der Intervertebralregion von den großen Chordaanschwellungen ganz ausgefüllt ist und daher nur mehr in der Wirbelkörperregion sichtbar wird, ist hier von einer deutlich blau gefärbten scheinbar homogenen Masse erfüllt.

Die Wirbelkörper zeigen eine bedeutende Größenzunahme und Fortbildung des Knorpels. Dieser besitzt deutliche Grundsubstanz zwischen den distanter stehenden Zellen. Auch der Bogen weist größere Ausbildung des Knorpels auf. Sein dorsales Ende reicht weit über das Spinalganglion hinaus, jedoch ist es in diesem Stadium zu einer dorsalen Vereinigung der Bogenhälften noch nicht gekommen. Eigenthümlich verhält sich der Knorpel an der Grenze zwischen Bogen und Körper. Hier sind die Knorpelzellen besonders groß, mit sehr dicken Kittlinien und großen, blass gefärbten Kernen. In der Halsregion liegt diese Stelle gerade dorsal von der Arteria vertebralis.

Charakteristisch ist übrigens für dieses Stadium die schon von SCHULTZE beobachtete vollständige Verknorpelung der Horizontalplatte, mit Ausnahme jenes vordersten Antheiles, der sich zum Annulus fibrosus umgewandelt hat und deutlich fibrilläre Struktur zeigt (Fig. 15). Die Wirbelkörpersäule ist also in diesem Stadium ein einheitlicher Knorpelstab, wie es auch SCHULTZE beschreibt. Vor dem Annulus fibrosus liegt das Ligamentum longitudinale anterius. Dasselbe ist viel weniger deutlich entwickelt als das posterius. Der Epistropheus verhält sich wie die übrigen Wirbel.

Der Atlaskörper ist in diesem Stadium eben so breit wie die Körper der übrigen Wirbel. Seine eigenthümliche Form ist durch den mit ihm verwachsenen perichordalen Wirbelkörper gegeben, der seiner cranialen Fläche aufsitzt. Die beiden sind nun knorpelig einheitlich verschmolzen. Die durch dieses Wirbelrudiment gebildete Spitze des Dens epistrophei ragt noch immer ein beträchtliches Stück in das Foramen occipitale hinein und wird in der Mitte von der Chorda durchsetzt. Die Grenze zwischen dem rudimentären, perichordalen Wirbelkörper und dem des Atlas bildet nur eine Einziehung an der ventralen, wie an der dorsalen Seite, und die bekannte überall zwischen je zwei Wirbeln liegende, intervertebrale Chordaanschwellung. Dieselbe hängt mit der Chordaanschwellung am Atlas durch eine schmale Brücke zusammen (Fig. 15).

Hinter der perichordalen Wirbelkörperanlage spannt sich die Anlage des Ligamentum transversum zwischen den beiden Seitentheilen des Atlas aus. Von der Spitze des Dens epistrophei (dem perichordalen Wirbelkörper) sieht man, deutlich entwickelt, die Anlagen der Ligamenta alaria beiderseits an den Occipitalbogen ziehen.

Die Grenze des ventralen Verbindungsstückes des Occipitalwirbelbogens gegen den »scheinbar ungegliederten Abschnitt« bildet nun nur mehr die Durchtrittsstelle des Nervus hypoglossus, da die centrale Lücke durch Knorpelgewebe geschlossen ist. Freilich ist die an ihrer Stelle gelegene Knorpelplatte bedeutend schmäler als der Knorpel der Umgebung (Fig. 15).

VIII.

Rattenembryonen SS = 19 mm, SS = 20 mm.

Der erstere der beiden Embryonen ist eine mit Hämatoxylin-Eosin gefärbte Horizontalserie, der letztere eine Sagittalserie, die mit Kochenille-Alaun gefärbt wurde. Die Chorda ist in der Körperregion so stark reducirt, dass sie hier nur als ein feiner Faden sichtbar ist. Ihr Verlauf ist überall dem des früheren Stadium völlig gleich. Die Ausbildung des Körpers besteht nur in Größenzunahme; im Knorpel desselben hat sich eben so wie in dem des Bogens reichlich Grundsubstanz gebildet. Der Bogen hat wohl das Rückenmark nahezu vollkommen umgriffen, aber zur dorsalen Vereinigung der beiden Bogenhälften ist es noch nicht gekommen. Im Übrigen sehen wir an diesem Embryo die beginnende Entwicklung der definitiven Bandscheiben, die, abgesehen von dem viel älteren Annulus fibrosus, erst jetzt entstehen. Es geschieht dies in folgender Weise: In der Region der früheren Horizontalplatte sieht man eine Verdichtung der Knorpelzellen, indem diese hier enger zusammentreten, als in den Anlagen der Körper, so dass man im Gegensatz zum früheren Stadium wieder Wirbel von Wirbel deutlich abgrenzen kann (Fig. 16). Der unterste Theil der Wirbelkörper springt noch deutlicher vor als früher.

Der Epistropheus verhält sich wie die übrigen Wirbel. Eben so auch der Atlas, dessen Bogen, obwohl sie sich dorsal nahezu berühren, noch nicht zur Verschmelzung gekommen sind. An der Hinterhauptsanlage ist der verdünnte Abschnitt zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliedertem Abschnitt« völlig verschwunden, und der Basaltheil des Hinterhauptes besteht nunmehr aus einer einheitlichen, gleichmäßig breiten Platte. Die Anlage des im Körperbezirk des Occipitalwirbels aufgetretenen, rudimentären, perichordalen Wirbelkörpers ist mit dem Atlaskörper vollkommen verschmolzen. An den medianen Sagittalschnitten lässt nur eine kaum merkbare Einziehung von der Ventral- und der Dorsalseite her die ursprüngliche Selbständigkeit der Anlagen erkennen.

Ältere Embryonen, deren ich noch einige, sowohl sagittal als horizontal geschnitten, untersuchte, glaube ich hier nicht mehr speciell behandeln zu müssen, da der Entwicklungsfortschritt nur in der weiteren Ausbildung der bisher angelegten Theile besteht.

Von Interesse scheint mir nur folgendes Verhalten an der neugeborenen Ratte. Die durch die Mitte der Wirbelsäule geführten sagittalen Schnitte zeigen den Epistropheuskörper mit dem Zahn als eine einheitliche, noch nicht verknöcherte Masse. In derselben lassen sich aber auch jetzt noch die ursprünglich getrennt angelegten Theile gegen einander abgrenzen, und zwar die Körper des Atlas und Epistropheus durch eine flache Einziehung an der ventralen Seite und durch die intervertebrale Chordaanschwellung; die Körper des Atlas und des postoccipitalen Wirbelrudimentes nur durch eine zarte spindelförmige Anschwellung der Chorda dorsalis.

Die bei älteren Embryonen sichtbaren, auch von FRORIEP beschriebenen Vorsprünge am unteren Rande jedes Wirbelkörpers sind bei der neugeborenen Ratte nicht mehr wahrzunehmen.

Zusammenfassende Darstellung.

Die Betrachtung der durch die Untersuchung gewonnenen Resultate ergiebt, dass wohl das Grundprincip der Wirbelsäulenentwicklung sich bei der Ratte in denselben Bahnen bewegt, wie bei den übrigen untersuchten Wirbelthieren, dass aber in Einzelheiten doch Abweichungen auch vom Typus der Rindsembryonen FRORIEP's bestehen.

Die allerersten Entwicklungsverhältnisse stimmen wohl mit den Beobachtungen der Autoren an anderen Thieren überein. Die frühesten Anlagen zeigten uns die hinteren Körperabschnitte eines Embryo von 5 mm SS. Die craniale und caudale Sclerotomhälfte bestehen aus gleich dichtem Gewebe und sind durch die EBNER'sche Intervertebralspalte getrennt. Die Grenzen der Sclerotome gegen einander bilden die Interprotovertebralgefäße. In der vorderen Rumpfregion, die in der Entwicklung vorauseilt, sehen wir eine helle, craniale und eine dunkle, caudale Sclerotomhälfte. Es zeigt sich nun, übereinstimmend mit den Befunden MÄNNER's bei Reptilien, dass das Myotom in die Intervertebralspalte vordringt und bei gleichzeitigem Verschwinden derselben die beiden Sclerotomhälften scheinbar aus einander gedrängt werden, wobei an der caudalen dunkleren ein deutliches Abbiegen in caudaler Richtung wahrnehmbar ist. Das laterale abgebogene Ende jeder dunklen Sclerotomhälfte umwächst nun seitlich die vom folgenden Ursegment herstammende helle Sclerotomhälfte sammt den in ihren lateralen Theilen liegenden Interprotovertebralarterien und Spinalnerven.

Durch diesen eigenthümlichen Process, der »Umgliederung der Wirbelsäule« oder, wie es MÄNNER nennt, durch »Umgliederung des skeletogenen Gewebes«, entwickelt sich der »primitive Zustand«

(Froriep). In diesem Stadium zeigt die Ratte dieselben Verhältnisse wie das Rind.

An der von der Perichordalschicht umgebenen Chorda dorsalis sind in gleichen Abständen die aus den dicht gedrängten Zellen der dunklen Sclerotomhälfte bestehenden, primitiven Wirbelbogen befestigt, welche die helle ihnen folgende Sclerotomhälfte des nächsten Sclerotoms — den aus locker gefügtem Gewebe bestehenden Körperbezirk — von der lateralen Seite her umgreifen und dorsalwärts gegen das Rückenmark hin vorgeschoben sind. In lateraler Richtung setzen sie sich als Myosepten zwischen die Myotome hinein fort. Diesem Stadium schließt sich ein Übergangsstadium an. Während dieses aber beim Rind dadurch gekennzeichnet ist, dass der Primitivwirbelbogen durch Auflockerung seines perichordalen Antheiles den Halt an der Chorda dorsalis verliert, verhält sich dies bei der Ratte anders. Ich unterscheide an dem Primitivwirbelbogen der Ratte ursprünglich drei Theile: Die Horizontalplatte, die Vertikalplatte — dieselbe umgreift den Körperbezirk von der lateralen Seite — und den eigentlichen Bogen, der in der Brustregion am hinteren, unteren Rande der Vertikalplatte abgeht. In der Halsregion, wo der Bogen seitwärts abgeht, ist die Abgrenzung weniger deutlich. Diese drei oben erwähnten Theile bilden ursprünglich ein einheitliches Ganze, den primitiven Wirbelbogen.

Das »Übergangsstadium« der Wirbelsäule der Ratte charakterisiren nun zwei Processe, die sich nahezu gleichzeitig abspielen. Diese sind: Zerfall des Primitivwirbelbogens und Auftreten von Knorpelanlagen im Körperbezirk, wie im Bogen.

Der Zerfall des »Primitivwirbelbogens« erfolgt an der Grenze von Horizontal- und Vertikalplatte; die beiden Platten erhalten nun eine verschiedene Struktur. Die Horizontalplatte besteht aus sehr dicht gefügtem, zelligem Gewebe, das in lateraler Richtung konstant an Dichte abnimmt. Die Struktur der Vertikalplatte, die mit dem Bogen in einheitlichem Zusammenhang bleibt, ist medial lockerer und wird weiter lateral dichter. Da die Vertikalplatte die Verbindung zwischen Bogen und Körper herstellt, so bezeichne ich dieselbe nach dem Zerfall des Primitivwirbelbogens als »Bogenbase«. Zur selben Zeit erscheint Knorpel im Körperbezirk unter gleichzeitigem Verschwinden der Perichordalschicht, und zwar bilateral zu beiden Seiten der Chorda dorsalis. Die Anlage des Knorpels erfolgt thatsächlich, wie schon Froriep beobachtete, »wie mit einem Schlage« im früher lockeren Gewebe der hellen Sclerotomhälfte, ohne dass vorher irgend eine Verdichtung des Gewebes aufgetreten wäre. Es legt sich demnach der definitive Wirbelkörper wohl primär knorpelig an. Die beiden bilateralen Knorpelherde verschmelzen sehr rasch dorsal und ventral von der Chorda, so dass die ursprünglich bilaterale Anlage dem Beobachter leicht entgehen kann. Nahezu gleichzeitig mit dem Körperknorpel erscheint auch Knorpel im Inneren des dichten Bogengewebes.

Der »definitive Zustand« kommt dadurch zu Stande, dass mit der Verknorpelung der Bogenbase die einheitliche Verbindung von Körper und Bogen hergestellt wird.

Der weitere Fortschritt der Entwicklung besteht im Wesentlichen in Vergrößerung von Körper und Bogen, von denen sich der erstere in craniocaudaler Richtung auf Kosten der Horizontalplatte derart vergrößert, dass dieselbe völlig knorpelig wird und man mit SCHULTZE thatsächlich ein Stadium in der Wirbelsäulenentwicklung annehmen muss, in welchem dieselbe einen ununterbrochenen Knorpelstab darstellt. Die definitive Bandscheibe ist ein sekundäres Gebilde, das durch Rückbildung des Körperknorpels in der Intervertebralregion entsteht. Nur der Annulus fibrosus ist ein primärer Abkömmling des vordersten Antheiles der Horizontalplatte. So weit das Verhältnis der typischen Wirbel. Der Epistropheus unterscheidet sich davon in seiner Entwicklung nur unwesentlich. Seine abnormale Gestalt erhält er erst durch die Verbindung mit dem Atlaskörper.

Eigenartige Verhältnisse zeigt die Region des Atlas und des Occipitalwirbels, und an dieser Stelle besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Ratte und Rind. FRORIEP fand, dass die besondere Ausbildung des Atlas bei Rindsembryonen im »Übergangsstadium« beginne, indem sich der Bogen dieses Wirbels mit seinem Körper nicht verbinde, sondern sich ventral vom Körper mittels einer »hypochordalen Spange« schließe. Solche hypochordale Spangen fand FRORIEP vorübergehend in rudimentärer Ausbildung am Occipitalwirbel, Epistropheus und an den übrigen Halswirbeln.

Bei der Ratte sind derartige rudimentäre Spangenanlagen an den Halswirbeln in keinem meiner Stadien zu sehen. Am Occipitalwirbel fand FRORIEP Körper und Bogenanlagen; in beiden selbständige Knorpelherde, die dann mit dem aus rudimentären Wirbelanlagen bestehenden, »scheinbar ungegliederten Abschnitt« des Schädels knorpelig verschmelzen.

Bei der Ratte sind die Verhältnisse der Atlas- und Occipitalwirbelentwicklung anders. Ihr besonderer Entwicklungsgang ist bereits durch ihr primäres Verhalten gekennzeichnet und zwar für beide Wirbel in nahezu gleicher Weise. Ihre Anlagen sind dadurch charakterisirt, dass die seitliche Umwachsung des Körperbezirks durch den Primitivwirbelbogen nicht zu Stande kommt; das heißt: dem Atlas und dem Occipitalwirbel fehlen die Vertikalplatten oder Bogenbasen. Daraus folgt von vorn herein, dass an diesen zwei Wirbeln eine Verbindung zwischen Körper und Bogen nicht eintreten kann. Wir finden dafür an diesen Anlagen ventral von der Chorda eine Verbindung der beiden Bogenhälften.

Im Übrigen verläuft die Chorda dorsalis unter dem der cranialen Fläche der Schädelbasis aufsitzenden Perichondrium bis in die Gegend der Hypophysis cerebri, so dass auch der »scheinbar ungegliederte Abschnitt« in der Mitte ventral von ihr zu liegen kommt[1].

Bezüglich der Horizontalplatte der beiden Wirbel wäre zu erwähnen, dass dieselbe am Primitivwirbelbogen des Atlas wohl vorhanden, jedoch nicht deutlich ausgebildet ist. Am Occipitalwirbel fehlt sie vollkommen.

Die Körperanlage des Atlas bietet, abgesehen von der fehlenden Vereinigung mit dem Bogen, nichts Abweichendes dar. Eigenthümliche Verhältnisse aber zeigt der zwischen den Primitivwirbelbogen des Occipitalwirbels und des Atlas gelegene Körperbezirk. Es nimmt nämlich hier die Perichordalschicht im Gegensatz zu ihrem Verhalten in den übrigen Körperbezirken, wo sie mit dem Auftreten des Knorpels verschwindet, konstant an Größe zu. Es wird dabei dieses craniale Ende derselben kugelig aufgetrieben und schließlich tritt in ihrem Inneren Knorpel auf. Sobald dieser völlig deutlich geworden ist, verschwindet die zwischen ihm und dem Körperknorpel des Atlas gelegene mittlere Partie der Horizontalplatte des Atlas. Da die seitlichen Antheile derselben noch einige Zeit erhalten bleiben, so ist hier die Grenze zwischen beiden Anlagen noch deutlich erkennbar. Schließlich verschmilzt diese Anlage mit dem Atlaskörper völlig und bildet die Spitze des Dens epistrophei. Jedoch lässt sich bei genauer Beobachtung die Grenze zwischen beiden durch geringe Einziehungen an der ventralen und dorsalen Seite und endlich durch eine kleine Chordaanschwellung an dieser Stelle bis zur neugeborenen Ratte verfolgen. Zweifellos feststehend erscheint es mir, dass diese Bildung einem durch Verknorpelung der Perichordalschicht entstandenen rudimentären (primären) Wirbelkörper entspricht, der mit dem Atlaskörper knorpelig verschmilzt und die Spitze des Dens epistrophei bildet.

---

[1] Über den Verlauf der Chorda dorsalis im Schädel siehe: v. Mihalcovics (35), H. Müller (34), Kölliker (33), Froriep (32). Hasse zeichnet sie in den Abbildungen seiner Arbeit über Atlas und Epistropheus in die Knorpelmitte der Anlage der Schädelbasis.

Die Berechtigung diese Bildung als Wirbelkörper aufzufassen ergiebt sich erstens aus dem Auftreten desselben in einem Körperbezirk, und zweitens aus dem Durchtreten der Chorda dorsalis durch denselben.

Es steht nun noch die Frage offen, welchem Wirbel diese Bildung als Körper angehört. Eine definitive Entscheidung über die Zugehörigkeit dieser postoccipitalen Wirbelkörperanlage erscheint mir nach den bisherigen Beobachtungen noch verfrüht. Immerhin aber glaube ich, dass derselbe vorläufig in zweierlei Weise gedeutet werden könnte, und zwar erstens: als »Centrum« (Körper) eines rudimentären Proatlas, dessen Bogen fehlen. Dafür sprechen Funde von Bogen- und Körperrudimenten zwischen Atlas und Hinterhaupt bei verschiedenen Thieren. In diesem Falle aber bestände der Occipitalwirbel, der sich mit dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« des Schädels verbindet, nur aus den beiden, durch eine ventrale Spange verbundenen Bogenhälften. Denn, obwohl bei oberflächlichem Vergleich meiner Bilder mit denen Froriep's das ventrale Mittelstück dem Occipitalwirbelkörper der Rindsembryonen identisch erscheinen könnte, so ist diese Deutung unmöglich, da dasselbe der Abkömmling einer dunklen Sclerotomhälfte ist. Der eigenthümliche Verlauf der Chorda dorsalis auf der Dorsalseite der Occipitalwirbelanlage kommt bei ihrem bekannten variablen Verhalten erst in zweiter Linie in Betracht (siehe Anm. p. 525). Zweitens: als rudimentärer Körper des Occipitalwirbels, der sich mit dem Dens epistrophei verbindet, während seine Bogen, wie die des Atlas, sich ventral von der Chorda vereinigen und dem scheinbar ungegliederten Abschnitt anschließen. Für diese Auffassung spricht vor Allem die Entwicklung dieses rudimentären Wirbelkörpers in dem zum Occipitalwirbel gehörigen Körperbezirk. Übrigens stimmt nach dieser Auffassung das entwicklungsgeschichtliche Verhalten des Occipitalwirbels mit dem des Atlas überein. Zweifellos feststehend aber ist das eine, dass der zur Schädelbildung herangezogene Theil des Occipitalwirbels nur ein ventral von der Chorda geschlossenes Bogenpaar ist.

Ob der von mir gefundene rudimentäre Wirbelkörper mit dem Os terminale in irgend welchem genetischen Zusammenhang steht, so dass dieses vielleicht keine Epiphyse wäre, darüber geben die Untersuchungen bis zur neugeborenen Ratte keinen Aufschluss, da um diese Zeit in dieser Gegend noch keine Spur einer Verknöcherung zu sehen ist. Zweifellos aber scheint mir der bei der Ratte vorkommende rudimentäre Wirbelkörper mit den makroskopischen Befunden Dollo's und Albrecht's identisch, die unter dem Namen »Centrum des Proatlas« bekannt sind. Freilich wäre es dabei die Frage, ob nicht diese Funde Rudimente eines Occipitalwirbelkörpers seien.

Der zu dem beschriebenen Wirbelkörper gehörige Nervus spinalis I ist, wie dies Froriep bei erwachsenen Ratten sah, auch embryonal rudimentär, da er keine dorsale Wurzel mehr besitzt.

Die Abgrenzung des Occipitalwirbels gegen den »scheinbar ungegliederten Abschnitt« bildet bei der Ratte neben der Durchtrittstelle des Nervus hypoglossus durch längere Zeit hindurch eine bisher nicht beschriebene, mediane Gefäßlücke im Knorpel, über deren Mitte die Chorda dorsalis liegt, und durch welche zwei Venen ziehen. Nach ihrem Verschwinden bildet der Nervus hypoglossus die letzte craniale Abgrenzung des Occipitalwirbels gegen den »scheinbar ungegliederten Abschnitt« der Basis cranii.

Kurz gefasst hätten wir also bei der Ratte folgende ihr eigenthümliche Verhältnisse in der Entwicklung der Wirbelsäule.

1) Die Verbindung zwischen Körper und Bogen erfolgt an allen Wirbeln dadurch, dass der Primitivwirbelbogen sich an der Grenze von Horizontal- und Vertikalplatte trennt und die letztere die Verbindung zwischen Bogen und Körper herstellt (Bogenbase).

2) An den Brustwirbeln entspringt der Bogen am hinteren Rande der Vertikalplatte, während er in der Halsregion seitlich von ihr abgeht; der Epistropheus verhält sich wie die übrigen Halswirbel.

3) Aus der Horizontalplatte geht nur vorn die Anlage des Annulus fibrosus hervor; der übrige Theil der Bandscheibe ist eine sekundäre Bildung (vgl. Schultze).

4) Der primitive Wirbelbogen des Atlas besitzt keine Vertikalplatte. Daher ist eine Verbindung von Körper und Bogen schon primär ausgeschlossen. Auch seine Horizontalplatte ist nur gering entwickelt. Dafür schließen sich die beiden Bogen ventral von der Chorda (Hypochordalspange Froriep's). Die Anlage des Knorpels in dieser ventralen Verbindungsspange erfolgt bilateral. Solche ventrale Spangen fehlen an allen übrigen Halswirbeln der Ratte.

5) In dem zwischen Occipitalwirbel- und Atlasanlage gelegenen Körperbezirk entwickelt sich nur aus der Perichordalschicht ein rudimentärer, postoccipitaler Wirbelkörper, der verknorpelt, schließlich mit dem Atlaskörper verwächst und die Spitze des Dens epistrophei bildet. Diese Körperanlage ist entweder das Rudiment eines Proatlas oder der rudimentäre Körper des Occipitalwirbels.

6) Die Occipitalwirbelanlage selbst besteht aus einem (einer dunklen Sclerotomhälfte entstammenden) hypochordal geschlossenen primitiven Wirbelbogenpaar, das sich eben so wie die ihm entsprechende Anlage des Atlas verhält, nur dass hier auch die Horizontalplatte des Primitivwirbels vollkommen fehlt.

Daraus geht hervor, dass bei der Ratte nur ein ventral von der Chorda geschlossenes Bogenpaar ohne Körper als Occipitalwirbel in den Schädel einbezogen wird.

7) An der Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliedertem Abschnitt« besteht in der Mitte der Basis cranii eine Lücke, durch die zwei Venen ziehen, die Verbindungen von Venennetzen an der Schädelbasis und retropharyngealen Venennetzen darstellen. Über diese Lücke zieht die Chorda dorsalis. Bei Rattenembryonen von ca. 13—15 mm SS schließt sich die Lücke knorpelig.

Meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Hofrath Professor Dr. Zuckerkandl, sei für seinen unermüdlichen Rath, mit dem er meine Arbeit jederzeit unterstützte an dieser Stelle mein aufrichtigster Dank ausgesprochen.

Wien, im December 1900.

Nachtrag.

Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria (Archiv für mikr. Anatomie Bd. LVI). Diese erst nach Abschluss meiner Arbeit in meine Hände gelangte Publikation erscheint mir in so fern sehr interessant, weil nach derselben die Region zwischen Atlas- und Hinterhauptsanlage bei Hatteria ganz ähnliche Verhältnisse zeigt, wie bei der weißen Ratte.

Litteraturverzeichnis[1].

a. Über Entwicklung der Wirbelsäule.

1. Ahlborn, Über Segmentation des Wirbelthierkörpers. Diese Zeitschr. Bd. XL.
2. Bergmann, Einige Beobachtungen und Reflexionen über die Skelettsysteme der Wirbelthiere, deren Begrenzung und Plan. Göttinger Studien 1845.
3. Corning, Über sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und Schicksal der Wirbelhöhle bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XVII.
4. v. Ebner, Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissensch. Abth. III. Bd. XLVII.
5. Derselbe, Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Ebenda. Abth. III. Bd. LI.
6. Froriep, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. a. Nach Untersuchungen am Hühnchen. Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1883. b. Nach Untersuchungen an Rindsembryonen. Ebenda. 1886.
7. Derselbe, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Ebenda. 1882.
8. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. I u. III.
9. Froriep u. Beck, Über das Vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglion in der Reihe der Säugethiere. Anat. Anz. Bd. X.
10. Gaupp, Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. (Zusammenfassende Darstellung.) Zool. Centralblatt. Jahrg. 3, Nr. 10, u. Jahrg. 4, Nr. 16, 25, 26.
11. Derselbe, Referat über das Kopfskelett. Jahresbericht für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II.
12. Derselbe, Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VII. 1897.
13. Goette, Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
14. Hagen, Die Bildung des Knorpelskeletts beim menschlichen Embryo. Arch. für Anat. und Physiol. Anat. Abth. Heft 1/2. 1900.
15. Hasse, Die Entwicklung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugethiere. Anat. Studien. Bd. I.
16. Kollmann, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth. Heft 1. 1891.
17. v. Kupffer, Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II.
18. Männer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. Heft 1.

---

[1] Bei der ungeheuren Anzahl der Arbeiten über dieses Thema kann natürlich die angeführte Litteraturzusammenstellung in keiner Weise Anspruch auf Vollständigkeit machen. Es schien mir dies auch nicht zweckmäßig, da ohnedies in letzter Zeit vorzügliche zusammenfassende Darstellungen (siehe l. c.) über dieses Thema erschienen sind. Es wurden daher nur jene Arbeiten, die Amnioten betreffen und in näherem Zusammenhang mit meiner Arbeit stehen, erwähnt.

19. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
19a. Derselbe, Über Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
19b. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
20. Retzius, Bidrag till kännedomen om halskotorna. Medicinsk Archif 1864. l. c. bei Hasse.
21. Robin, Notes sur le développement de la notochorde. l. c. Hasse.
22. Schultze, Über embryonale und bleibende Segmentirung. Verhandl. der anat. Gesellsch., 10. Versammlung in Berlin.

b. Litteratur über den Proatlas.

23. Albrecht, Sur le centre du Proatlas chez un Macacus arctoides. J. Geoffr. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883.
24. Derselbe, Über den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel. Zool. Anzeiger. 1880.
25. Baur, The Proatlas and Axis of the Crocodilia. American Naturalist. Vol. XX. No. 3.
26. Derselbe, Über den Proatlas einer Schildkröte. Anat. Anzeiger. Bd. X. 1895.
27. Cornet, Note sur le prétendu proatlas des Mammifères et de Hatteria punctata. Bull. Acad. Roy. Belg. Tome XV. 1888.
28. Dollo, Sur le centre du Proatlas. Bruxelles 1889. Extr. d. Bulletin de la Société anthropolog.
29. Funke, Über einen Processus odontoideus atlantis hominis. Anat. Anzeiger. Bd. XIV. Nr. 15.
30. Howes, On Hatteria (Proatlas). Proceed. of the Zool. Soc. of London for 1890. Part III.
31. Trolard, Note sur la presence d'un petit arc osseux dans l'epaisseur du ligament atlanto-occipital posterieur. Comptes rendus hebdomaire de la société de biologie. Série IX. Tome IV.
31a. Weiss, Ein postoccipitaler Wirbelkörper bei Rattenembryonen. (Vorläufige Mittheilung.) Verh. des physiol. Klubs zu Wien. Sitzung am 8. Mai 1900.

c. Litteratur über den Kopftheil der Chorda dorsalis.

32. Froriep, Kopftheil der Chorda dorsalis.
33. Kölliker, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1884.
34. H. Müller, Über Vorkommen von Resten der Chorda dorsalis bei Menschen nach der Geburt etc. Zeitschr. für ration. Medicin. Reihe III. Bd. II. 1858.
35. v. Mihalkowics, Wirbelsaite und Hirnanhang. Arch. für mikr. Anat. Bd. XI. 1875.

d. Lehr- und Handbücher.

36. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bänderlehre. Braunschweig 1872. p. 49.
37. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1898.
38. Kölliker, siehe Nr. 33.
39. Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

40. Luschka, Anatomie des Menschen. Bd. I. p. 58.

41. Schultze, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

b, Primitivwirbelbogen = dunkle caudale Sclerotomhälfte;
B, Wirbelbogen;
Ch, Chorda dorsalis;
H, Horizontalplatte;
k, Körperbezirk = helle craniale Sclerotomhälfte;
K, knorpeliger Körper;
L, mediane Lücke zwischen Occipitalwirbel und scheinbar ungegliedertem Abschnitt;
R, Rückenmark;
U, scheinbar ungegliederter Abschnitt;
V, ventrale Verbindungsspange der Bogen.

Von den den Buchstaben angehängten Indices bedeutet:

0, Occipitalwirbel; *1*, Atlas; 2, Epistropheus; *n*, typischer Wirbel.

Tafel XXXVIII und XXXIX.

Fig. 1. Embryo *A* SS = 5 mm, Vergr. 100/1. Das frontal getroffene hintere Ende des Embryo. *E*, Extremität; *I*, Intervertebralspalte; *My*, Myotom; *Sc*, Sclerotom; *i*, Interprotovertebralgefäße; *u*, Urwirbel; *uh*, Urwirbelhöhle.

Fig. 2. Frontalschnitt durch die vorderste Halsregion desselben Embryo. Vergr. 50/1. Der Schnitt zeigt die Anlage des Occipitalwirbels und der ersten drei Halswirbel. *Hy*, Nervus hypoglossus; *My*, Myotom; *i*, Interprotovertebralgefäße; *N*, Spinalnerv; *R'*, Rautenhirn.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 9 mm, Vergr. 50/1. Der Embryo zeigt die einzelnen Anlagen der Horizontalplatten und der Körperbezirke. Außerdem das Verhältnis der ventralen Verbindungsspangen der Atlas- und Occipitalwirbelanlage zur Chorda dorsalis und die erste Anlage des postoccipitalen Wirbelkörpers. *Ph*, Pharynx; k_x, postoccipitaler Wirbelkörper.

Fig. 4. Lateraler Sagittalschnitt durch den Embryo von SS = 9 mm, Vergr. 50/1. Die Abbildung zeigt den Durchtritt des Nervus hypoglossus (*Hy*). Die Spinalnerven ($N_{1,2,3}$), welche mit Ausnahme des ersten Ganglien ($G_{2,3,4}$) besitzen. Außerdem die Bogenanlagen der einzelnen Wirbel. A_v, Arteria vertebralis.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 10 mm, Vergr. 50/1. Die Figur zeigt hauptsächlich den Beginn der Knorpelanlagen der Wirbelkörper, die stärkere Isolation des ventralen Atlasbogens von seiner Horizontalplatte und die Fortbildung des postoccipitalen Wirbelkörpers (k_x). *Ph*, Pharynx.

Fig. 6. Lateraler Sagittalschnitt in der Brustregion desselben Embryo. Vergr. 100/1. Diese Figur zeigt das Lageverhältnis des Bogens zur Horizontalplatte bei seinem typischen Abgang am hinteren Rande der Vertikalplatte (Brustregion).

Fig. 7. Lateraler Sagittalschnitt durch die Halsregion desselben Embryo,

Vergr. 100/1. Diese Figur zeigt das Lageverhältnis des Bogens zur Horizontalplatte bei seinem vom Typus abweichenden Abgang (Halsregion).

Fig. 8. Horizontalschnitt durch einen Embryo von SS = 11mm. Vergr. 50/1. Derselbe zeigt den knorpeligen Körper und die mit demselben verbundenen knorpeligen Bogen des Epistropheus. Vor demselben den noch bindegewebigen ventralen Bogen des Atlas mit den bilateral auftretenden Knorpelherden (*kno*).

Fig. 9. Horizontalschnitt durch einen Embryo von SS = 11 mm an der Grenze zwischen Occipitalwirbel und scheinbar ungegliedertem Abschnitt. Vergr. 50/1. Derselbe zeigt die an der Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliederten Abschnitt« befindliche mediane Lücke. Außerdem die Durchtrittstelle des Nervus hypoglossus (*Hy*) und Venennetze (*Ve*) auf der Schädelbasis wie dorsal vom Pharynx.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 12 mm, Vergr. 50/1. Derselbe zeigt fortschreitende Verknorpelung der Wirbelkörper bei gleichzeitiger Rückbildung der Horizontalplatte und der Chorda. In dem postoccipitalen Wirbelkörper (K_x) Beginn von Knorpelbildung. Außerdem die durch die basale Lücke im Occipitale ziehenden Venen (*Ve*).

Fig. 11. Horizontalschnitt durch die Occipitalregion eines eben so großen Embryo, wie in Fig. 10, an der Grenze von Occipitalwirbel und scheinbar ungegliedertem Abschnitt. Vergr. 50/1. Zeigt die Anastomose der durch die Lücke durchtretenden Venen (*Ve*) über der Chorda dorsalis. *Hy*, Nervus hypoglossus.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 13 mm, Vergr. 70/1. Der Knorpel des postoccipitalen Wirbelkörpers (K_x) ist deutlich entwickelt, der vorderste Theil der Horizontalplatten hat sich zum Annulus fibrosus (*Af*) umgewandelt. Im Übrigen ist die Horizontalplatte nahezu verschwunden. Das Ligamentum longitudinale posticum (*L.l.p*) bereits deutlich entwickelt.

Fig. 13. Ein lateraler Sagittalschnitt desselben Embryo. Vergr. 70/1. Derselbe zeigt, dass der Knorpelherd des postoccipitalen Wirbelkörpers (K_x) von dem des Atlas seitlich noch vollkommen getrennt ist. *Af*, Annulus fibrosus; *Ph*, Pharynx.

Fig. 14. Plattenmodell eines Embryo von SS = 13 mm. Vergr. 75/1, in der Zeichnung auf $^1/_2$ verkleinert. Die Bogen des Atlas wurden weggelassen, um den postoccipitalen Wirbelkörper (K_x) in der Ansicht von vorn zeigen zu können. Man sieht überdies die verschmolzenen Körper des Atlas und Epistropheus ($K_1 + K_2$) und zum Theil den Körper des dritten Halswirbels (K_3). Die zugehörigen Bogen sind B_2 und B_3. R_2 und R_3 sind die vorderen Spangen des Querfortsatzes oder das Rippenäquivalent. *I.t*, die Incisura transversaria (ungeschlossenes Foramen transversarium), in der die Arteria vertebralis liegt.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 15 mm. Die Stelle der früheren Lücke (*L'*) jetzt durch Knorpel ausgefüllt, aber die Grenze zwischen dem Mittelstück des Occipitalwirbels und dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« noch sichtbar. *L.l.p*, Ligamentum longitudinale postic.; *Af*, Annulus fibrosus; K_x, postoccipitaler Wirbelkörper.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 20 mm. Die Wirbelkörper der drei ersten Wirbel bilden den Epistropheus mit dem Zahn. Schädelbasis (*Ba*) in der Occipitalregion eine einheitliche Platte. *Af* und *L.l.p* siehe Fig. 15. Der unterste Theil der Wirbelkörper springt ventral vor.

Über die Kiemen der Fische.

Von

A. Goette.

Mit Tafel XL—XLIII und 1 Figur im Text.

Ungleich den meisten anderen Organen der Wirbelthiere sind die Fischkiemen seit den ersten eingehenden Untersuchungen über sie im Allgemeinen übereinstimmend beurtheilt worden, und zwar in dem Sinne, dass sie durchweg auf dieselbe Grundform zurückzuführen seien. Nur verstanden die älteren Beobachter unter dieser Grundform den »gemeinsamen Bauplan«, die späteren die wirkliche gemeinsame Ausgangsform, von der die Kiemen der verschiedenen Ordnungen der Fische sich durch einzelne Abänderungen mehr oder weniger entfernen.

Schon RATHKE (28) kam durch umfassende Vergleiche zu dem Ergebnis, dass 1) alle Visceralbögen (Kiefer-, Zungenbein-, Kiemenbögen), und 2) alle an ihnen vorkommenden Kiemenauswüchse (Kiemenblättchen) einander gleich seien. Er gab ferner an, dass alle diese Kiemen an den taschenförmigen Fortsetzungen der Darmschleimhaut entstehen, die zwischen den Visceralbögen nach außen vorwachsen, und dass die zu einem Bogen gehörigen Kiemen in der Regel an einer vom Bogen nach außen wachsenden Platte befestigt sind, so dass deren vordere und hintere Fläche je eine Kiemenblättchenreihe tragen. Fehlt diese Platte oder Scheidewand vollständig, wie bei den meisten Knochenfischen, dann stehen die Kiemenblättchen frei auf ihrem Bogen; doch schon bei den Salmoniden, Cypriniden, Pleuronectiden etc., ferner bei allen Ganoiden ist die Scheidewand so weit ausgebildet, dass nur die äußeren Enden der Kiemenblättchen frei bleiben. Alle diese mehr oder weniger freien Kiemen werden von dem Kiemendeckel des Zungenbeinbogens überdeckt.

Bei den Haien und Rochen wachsen die Scheidewände über die äußeren Enden der angewachsenen Kiemenblättchen sehr weit vor und überdecken daher die Kiemen vollständig; indem ferner die Ränder dieser Scheidewände oben und unten bis auf eine kurze mittlere Strecke (äußere Kiemenöffnungen) mit einander verwachsen, kommen die Kiemen in wirkliche Säcke oder Höhlen zu liegen. Ein Kiemendeckel des Zungenbeinbogens ist bei den Haien und Rochen allerdings vorhanden, aber so rudimentär, dass er die äußeren Kiemenöffnungen nicht überdeckt. Bei den Holocephalen ist dagegen ein typischer Kiemendeckel vorhanden und zugleich treten die Scheidewände der Kiemenbögen nur oben und unten zwischen den Kiemenblättchen hervor, so dass von abgeschlossenen Kiemenhöhlen nicht die Rede sein könne, und die Holocephalen in der Kiemenbildung sich mehr den Ganoiden und Teleostiern als den Haien und Rochen anschließen und jedenfalls den Übergang von einem Typus der Kiemenbildung zum anderen darstellen.

Die Kiemen der Cyclostomen vergleicht Rathke unmittelbar mit denen der Selachier, und findet die Unterschiede wesentlich nur in der Zahl der Kiemensäcke und in dem Skelett. Das ganze Kiemengerüst der Cyclostomen sollte nämlich nach seiner Lage nur den »äußeren« Kiemenknorpeln der Selachier vergleichbar sein, so dass den Rundmäulern die eigentlichen Kiemenbögen der übrigen Fische fehlten. Diese Ansicht Rathke's ist von den meisten seiner Nachfolger gebilligt worden, bis Dohrn nachwies (4, p. 118 ff., 5, p. 154 ff.), dass jene Außenknorpel der Selachier nur etwas verlagerte Kiemenstrahlen sind, in jeder Scheidewand doppelt (oben und unten) entstehen und ursprünglich den Kiemenblättchen parallel nach außen ziehen, also mit den Kiemenknorpeln der Cyclostomen keine Ähnlichkeit haben, wogegen diese mit den absteigenden Kiemenspangen aller anderen Fische übereinstimmten.

Noch in einem anderen Punkt ist Rathke's Darstellung korrigirt worden, nämlich hinsichtlich der Gleichstellung der Kiemendeckelkieme der Selachier und Ganoiden mit der Pseudobranchie der Teleostier (28, p. 60). J. Müller zeigte (23), dass diese Pseudobranchie nur der Spritzlochkieme entspricht, während die Kiemendeckelkieme bei den Teleostiern vollkommen fehlt. Allerdings wurde Müller's Beweisführung bis in die neueste Zeit nicht anerkannt; erst Dohrn bestätigte auf Grund neuer Untersuchungen die Müller'schen Angaben (8), und ihm schloss sich Maurer (22) an.

In allen übrigen Stücken jedoch, und namentlich in der Gleichstellung aller Fischkiemen ist Rathke's Darstellung bis jetzt maßgebend geblieben, so dass nur die Bestimmung der gemeinsamen Ausgangsform dieser Organe hinzukam. Stannius wiederholt nur Rathke's und Müller's Angaben, Huxley und Günther beschränken sich auf eine ganz kurze Beschreibung; auch Gegenbaur schließt sich im Wesentlichen Rathke an, fügt aber ausdrücklich hinzu, dass der Kiemenapparat der Ganoiden und Teleostier von den vollkommenen Kiementaschen, wie sie bei den Selachiern vorkommen, abzuleiten sei (12, 806). Auch wird die Übereinstimmung aller dieser und der Kiemen der Cyclostomen als »innere Kiemen« gegenüber den integumentalen »äußeren Kiemen« der Amphibien hervorgehoben. Noch bestimmter drückt sich Maurer aus, indem er die Kiemen aller Fische als entodermale im Gegensatz zu den ektodermalen Außenkiemen der Amphibien bezeichnet (22, p. 207). Auch Clemens (3, p. 12 ff.) und Wiedersheim (36, p. 312—314) vertreten diese Ansicht, und reihen nur die accessorischen Außenkiemen einiger Ganoiden und Dipnoer (*Polypterus*, *Calamoichthys*, *Protopterus*) den ektodermalen Amphibienkiemen an.

Die einzige grundsätzlich abweichende Auffassung der verschiedenen Fischkiemen stammt von mir her (14, p. 738—743); ich erklärte bloß die Kiemen der Cyclostomen für innere, entodermale, diejenigen der Selachier und Teleostier nach Ausweis ihrer Entwicklung für ektodermale Außenkiemen gleich denen der Amphibien. Diese vor 25 Jahren gemachten Angaben sind allerdings bisher völlig todtgeschwiegen worden, während die Ansicht von dem entodermalen Ursprung aller typischen Fischkiemen die herrschende blieb[1]. Desshalb hielt ich es nicht für überflüssig, mit Hilfe neuer Untersuchungen über die Entwicklung dieser Organe die Berechtigung der beiden entgegengesetzten Ansichten noch einmal zu prüfen.

Die Kiemen der Neunaugen.

Ihre ersten Anlagen bestehen bekanntlich in acht paarigen seitlichen Darmtaschen, die die ganze Länge des Vorderdarmes von der ektodermalen Mundbucht bis an den Herzbeutel oder eben des Kiemendarmes einnehmen (Figg. 1—4). Zuerst entsteht die vorderste Kiementasche, dann successive die folgenden. Sie haben die Form von Furchen, die in der ganzen Höhe des Darmes senkrecht verlaufen, durch weite Mündungen mit ihm zusammenhängen und mit einem verjüngten Grunde an die Oberhaut stoßen. Sie folgen einander so dicht, dass die Wände zweier benachbarter Taschen zwischen den inneren Mündungen in Kanten zusammenlaufen, und dass in Folge dessen der frontale Durchschnitt des Kiemendarmes jederseits eine Zickzacklinie beschreibt. Zwischen je zwei an einander stoßenden Taschen ist ein Abschnitt der Seitenplatten eingeschlossen; jeder solche Abschnitt nebst den ihn überziehenden Taschenwänden und dem ihn außen überdeckenden Ektoderm heißt ein Kiemenbogen. Auch der hinter der letzten Tasche befindliche und an seiner hinteren Seite vom Herzbeutel begrenzte Bogen wird eben so bezeichnet; aus praktischen Gründen empfiehlt es sich aber, den gleichwerthigen beiden Bögen, die die erste Kiementasche einfassen, ihre besonderen Namen als Kieferbogen und Hyoidbogen zu belassen.

---

[1] Einige Jahre später als ich hat auch Schneider die Homologie der Kiemen der Cyclostomen und der übrigen Fische beanstandet (31, p. 78), aber nur, weil er eben so wie Rathke u. A. die beiderseitigen Kiemenknorpel für verschiedene Stücke hielt. Dieser Grund kann jedoch, selbst wenn man seine Richtigkeit zugiebt, eine grundsätzliche Verschiedenheit der Kiemen selbst nicht ohne Weiteres beweisen, wie gerade aus der vielfach bestätigten Auffassung Rathke's hervorgeht; jedenfalls kann ich nicht sagen, dass Schneider sich mir angeschlossen hätte.

Die Vorderwände der beiden vordersten Taschen bilden zugleich die Vorderwand des ganzen Kiemendarmes; sie ist in ihrer unteren Hälfte hinter und über der von unten vordringenden Mundbucht Anfangs etwas eingebogen, weiter oben aber umgekehrt ausgebogen und in einen medianen Zipfel ausgezogen (Figg. 1, 2, 14, 15). Dieser verschwindet aber sehr bald, sowie auch die ganze Wand auf den folgenden Stufen mannigfache Umbildungen erfährt. Der Boden des Kiemendarmes verläuft schon an solchen Embryonen, die erst vier bis fünf Kiementaschen besitzen, nicht mehr eben zwischen den Kiementaschen, sondern erhebt sich im Bereich des ersten Kiemenbogens zu einer queren Falte, die jederseits in den inneren Rand des Bogens übergeht (Figg. 2, 3, 14). Diese quere Falte scheidet also einen vorderen Abschnitt des Kiemendarmbodens, in den die beiden ersten Taschenpaare auslaufen, von einem hinteren Abschnitt, an dem die übrigen Taschen ausmünden[1]. Sehr bald kommt an diesem hinteren Abschnitt des Kiemendarmbodens jederseits eine Längsfalte hinzu, die von dem ersten Kiemenbogen, also auch von der queren Grenzfalte ausgehend, die inneren Ränder der Kiemenbögen mit einander verbindet und dadurch die tiefsten Abschnitte der anliegenden Kiementaschen gegen den Boden des Kiemendarmes abschließt (Figg. 2, 3). Dieser Abschluss findet zuerst am dritten Taschenpaar, also zwischen den ersten und zweiten Kiembenbögen statt und schreitet dann rückwärts fort, so dass zuletzt alle folgenden Kiementaschen in derselben Weise an ihrem unteren Ende in einen Blindsack auslaufen (Figg. 6, 7, 21, 22). In ähnlicher Art erweitern sich übrigens auch die dorsalen Abschnitte der Kiementaschen zu Blindsäcken, die sich über den Darm hinaus erheben.

---

[1] Da der Grund der zweiten Kiementasche zur Seite der queren Grenzfalte gedrängt wird, so können Sagittaldurchschnitte, die man etwa auf einander projicirt, kein klares Bild von der Mündung jener Tasche geben.

Zwischen den beiden Längsfalten erscheint der Boden des Kiemendarmes natürlich rinnenförmig vertieft. Diese Rinne schließt sich aber hinter dem zweiten Kiemenbogen, indem die beiden Längsfalten dort zusammentreffen und den Boden des Kiemendarmes weiterhin gleichmäßig heben (Figg. 3, 6); sie reicht alsdann vom Hyoid- bis zum zweiten Kiemenbogen. Auch nach vorn setzt sich die Erhebung der Längsfalten im Bereich der zweiten Kiementasche fort; in Folge der schwachen Entwicklung des Hyoidbogens divergiren aber beide Falten nach vorn (Figg. 5, 21, 22). Über den Hyoidbogen gehen sie nicht hinaus.

Die beschriebene Kiemendarmrinne ist die Anlage der Schilddrüse, und die Längsfalten bezeichnen den Verlauf der in ihrem Inneren eingeschlossenen Stämme der primären Kiemengefäße oder Arterienstämme (Figg. 6, 7, 21, 22). Der aus dem Herzen austretende Arterienstamm verläuft bis an die Schilddrüsenanlage ungetheilt, durch sie wird er zur Bifurkation veranlasst und geht nun jederseits zwischen ihr und den Blindsäcken der Kiementaschen in den Längsfalten weiter; daher divergiren auch beide Stämme im Bereich der zweiten Kiementasche. Der unpaare Stamm entsendet die Aortenbögen in den fünften bis siebenten Kiemenbogen, die paarigen Äste setzen sich in die Aortenbögen des Hyoidbogens und den vier ersten Kiembenbögen fort. Jeder Aortenbogen steigt nahe am Innenrande seines Bogens in die Höhe, um sich in der Decke des Kiemendarmes in die unpaare mediane Aorta zu ergießen, die sich Anfangs erst an der Einmündung des ersten Aortenbogens gabelt.

Die Schilddrüsenanlage bleibt nur kurze Zeit rinnenförmig; ihre Ränder ziehen sich sehr bald, erst in der vorderen, dann in der hinteren Hälfte, zu einer mittleren Öffnung zusammen, die in die nunmehr schlauchförmige Drüse führt (Figg. 6, 14—16). Aus dieser einfachen Mündung wird ein Kanal, der sich schräg nach vorn richtet und daher nur in Mediandurchschnitten gut kenntlich ist (Fig. 17). Er öffnet sich in den Darm im Bereich der vierten Kiementasche (Figg. 21, 22).

Eine Beschreibung der weiteren, bereits von Dohrn (7, 9) dargestellten Umbildungen der Schilddrüse liegt nicht in meiner Absicht, da ich mich mit der Entwicklung dieses Organs nur so weit beschäftigte, als seine genetischen Beziehungen zu den Kiemen in Frage kommen. Bekanntlich hat Dohrn angegeben (7, 9, 10), dass die ganze erste Kiementasche der Neunaugenlarven sich in die seitliche Schlundwimperrinne verwandelt, die aus der Mündung der Schilddrüse hervortritt und unmittelbar vor der zweiten oder der ersten bleibenden Kiementasche zur dorsalen Wimperrinne des Kiemendarmes hinaufsteigt. Dies werde dadurch herbeigeführt, dass die ursprüngliche erste Kiementasche von Anfang an am Kiemendarmboden in die noch rinnenförmige Schilddrüsenanlage einmünde und diese Einmündung bei der Zusammenziehung der Anlage ebenfalls nach hinten rücke und stets erhalten bleibe. Wie ich zeigte, ist diese Annahme Dohrn's nicht richtig; die Einsenkung des Kiemendarmbodens hinter der Querfalte, worin eben die erste Anlage der Schilddrüse zu erblicken ist, findet hinter der zweiten Kiementasche statt, so dass die beiden ersten Kiementaschenpaare von jeder direkten Kommunikation mit der Schilddrüsenanlage von vorn herein ausgeschlossen sind. Und dasselbe gilt natürlich auch von den übrigen Kiementaschen; denn die von vorn nach hinten fortschreitende Abgrenzung der Schilddrüsenanlage fällt eben damit zusammen, dass die Längsfalten sich zwischen den Rändern der Kiemenbögen erheben und dadurch sowohl die Drüsenrinne wie andererseits eine Scheidewand zwischen ihr und den angrenzenden Kiementaschen bilden. Die Schilddrüsenanlage hat mit den Kiementaschen keine direkten genetischen Beziehungen.

Dasselbe gilt von den Schlundwimperrinnen der Ammocoeten, deren Entwicklung und Verlauf jedoch nur zu verstehen sind, wenn man die Rückbildung der ersten Kiementasche und ihrer Umgebung genau verfolgt.

Der Hyoidbogen nimmt sehr bald erheblich an Dicke ab, so dass er nur noch eine schwache Vorwölbung gegen die Darmlichtung bildet und zuletzt ganz verschwindet (Figg. 8—10). Seine ursprüngliche Lage bleibt aber durch den ersten Aortenbogen kenntlich, der Anfangs in der Kante des Hyoidbogens verläuft und diesen seinen Platz nicht verlässt. Die zweite Kiementasche verliert durch diese Rückbildung des Hyoidbogens allerdings ihren vorderen Abschluss, bleibt aber nach hinten ausgebuchtet, um dort in der ersten bleibenden Kiemenspalte nach außen durchzubrechen. Die erste Kiementasche bildet sich dagegen, wie schon längst bekannt ist, vollständig zurück. Durch die Abflachung des Hyoidbogens wird zuerst ihre Hinterwand ganz sagittal gestellt, und darauf erfährt auch ihre Vorderwand dieselbe Umlagerung in Folge ihrer Betheiligung an der Bildung der Gaumensegel, die daher hier kurz erläutert werden soll.

Die ektodermale Mundbucht entsteht vor und unter dem Vorderende des Kiemendarmes als eine längliche Grube, deren vordere Hälfte sich erweitert und in zwei vordere und zwei hintere Kanten auszieht, während die hintere Hälfte sich zu einer engen medianen Tasche zusammenzieht, die sich mit der Vorderwand des Kiemendarmes verbindet (Figg. 2—6, 14, 15). Unter fortdauernder Verbreiterung verkürzt sich darauf die ganze Mundbucht, während die Vorderwand des Kiemendarmes dachförmig gebogen gegen sie vordringt. Die beiden hinteren Kanten der vorderen Mundbuchthälfte, die später zu der ganzen eigentlichen Mundhöhle wird, vertiefen sich zu engen Taschen, die schräg rückwärts und ungefähr parallel zur Vorderwand des Kiemendarmes hinziehen, so dass zwischen beiden Hohlräumen, dem Kiemendarm und der vorderen Mundbucht, eine dicke Scheidewand entsteht (Figg. 8—10). Diese wird durch die hintere mediane Mundbuchttasche in zwei Hälften getheilt, eben die künftigen Gaumensegel. Das Epithel jener Tasche buchtet sich an ihrem Grunde jederseits in das Gaumensegel aus; zwischen beiden Ausbuchtungen bricht die Mundbucht in den Kiemendarm durch, und die Ränder des Durchbruchs rücken weit aus einander, so dass das Ektoderm jener Ausbuchtungen noch zur Bekleidung der konkaven Hinterwand der Gaumensegel benutzt wird (Figg. 11, 20).

Im Anfange der Entwicklung der Gaumensegel zieht das Epithel der ersten Kiementasche von ihrem Grunde aus glatt bis zur Durchbruchsstelle der Mundbucht hin (Figg. 8, 9); während der folgenden Vorwölbung der Gaumensegel erleidet aber jene Kiementaschenwand ungefähr in der Mitte eine Biegung, so dass ihre Vorderhälfte quer die hintere Fläche des Gaumensegels überzieht, die Hinterhälfte aber nunmehr eben so wie die Hinterwand derselben Kiementasche sich ganz sagittal stellt (Fig. 10). Dadurch wird die Einsenkung der Tasche beinahe ganz ausgeglichen, und das Darmblatt verläuft in diesem allerdings nur kurz dauernden Stadium von der ersten wirklichen Kiemenspalte (zweite Tasche) bis zum Gaumensegel mit ziemlich glatter Oberfläche. Dagegen bleibt unter der eben noch angedeuteten Einsenkung des Taschengrundes seine äußere Kante noch längere Zeit ganz scharf ausgeprägt, weil die Ausgleichung der

Einsenkung nicht nur durch die Streckung des Epithels, sondern auch durch dessen Verdickung nach innen im Bereich des Taschengrundes herbeigeführt wird (Figg. 12, 13, 20, 21, 23). Nimmt man dazu, dass jene äußere Kante der ersten Kiementasche nach hinten durch den Aortenbogen, nach vorn durch eine auffallende Lücke des Mesoderms sehr deutlich begrenzt wird (Figg. 10, 20), so kann über die Stelle, wo sich einst der Grund der Tasche befand, kein Zweifel bestehen.

Diese sichere Bestimmung ist desshalb wichtig, weil die Vorderwand der sich zurückbildenden ersten Kiementasche sich noch einmal ausbiegt, und zwar zwischen ihrer Außenkante und der beschriebenen Biegung an der Hinterfläche des Gaumensegels, ungefähr an der Wurzel des letzteren (Figg. 10, 20 *e*); wesshalb Dohrn (13) diese zweite ganz passend den Umschlagswinkel des Velum genannt hat. Die dahinter liegende verdickte Partie des Darmblattes, in deren Bereich sich die Kante der ersten Kiementasche befindet, wölbt sich gleichzeitig nicht unähnlich einem stumpfen Kiemenbogen gegen die Darmlichtung vor (Figg. 12, 13, 20—23); es scheint mir aber nicht richtig, diese neue Vorwölbung schlechtweg als Hyoidbogen zu bezeichnen, denn sie umfasst die ganze vordere Kiemendarmwand von der zweiten Kiementasche bis zum Umschlagswinkel des Velum, so dass das Rudiment der ersten Tasche auf dem Scheitel der Vorwölbung, die Stelle des ursprünglichen Hyoidbogens mit dem Aortenbogen dahinter und davor der Theil der verdickten Platte liegt, worin die seitliche Wimperrinne entsteht. Man könnte daher die fragliche Vorwölbung allenfalls als sekundären Hyoidbogen bezeichnen.

Der senkrechte Abschnitt der Schlundwimperrinne entwickelt sich an der angegebenen Stelle zu einer Zeit, wo die Lage des Grundes der ersten Kiementasche an der beschriebenen Kante noch durchaus deutlich hinter der Wimperrinne zu erkennen ist (Figg. 12, 13, 23). Die Wimperrinne kann also auch nicht mit der ganzen Tasche, am wenigsten mit deren Grunde identisch sein, sondern umfasst nur einen Theil der Vorderwand jener Tasche, so zwar, dass sie bei einer weiteren Ausdehnung dieser Vorderwand stets in der Nähe der bezeichneten Taschenkante bleibt. Dohrn hat die letztere, obgleich er sie deutlich zeichnet (10, Taf. X, Figg. 9—11), wahrscheinlich in Ermangelung genügender Zwischenstadien verkannt und unbeachtet gelassen und desshalb die Wimperrinne irrthümlich für ein Rudiment der Kiementasche erklärt.

Der ventrale Abschnitt der Wimperrinne von der Schilddrüsenmündung an bis zum unteren Ende des senkrechten Abschnittes hat mit der ersten Kiementasche überhaupt nichts zu thun. Noch bevor jener senkrechte Abschnitt erscheint, erhebt sich vom Boden des Kiemendarmes und vor der Mündung der Schilddrüse ein medianer Wulst, zwischen dem und den benachbarten Längsfalten jederseits eine enge Rinne zurückbleibt (Figg. 5, 21). Unmittelbar vor jener Mündung hört der Wulst auf, so dass beide Rinnen oder eben die Anfangsstücke der Wimperrinnen in ihr zusammentreffen und in sie auslaufen. Nach vorn setzt sich der Wulst bis vor die zweite Kiementasche und später bis in die Mundbucht fort; da jedoch die seitlichen Längsfalten vor dem ersten Kiemenbogen divergiren, laufen die Rinnen dort muldenförmig breit aus und hören daher eigentlich an jenem Bogen auf (Fig. 22). Dagegen erhalten sie eine Fortsetzung in einer rinnenförmigen Einsenkung auf jeder der beiden divergirenden Längsfalten bis zum sekundären Hyoidbogen, um dann in den aufsteigenden Schenkel der Wimperrinne überzugehen.

Der ventrale und der senkrechte Abschnitt der Wimperrinnen entwickeln sich also auf ganz verschiedenem Boden, der erste außerhalb jeder Kiementasche, und nur der andere im Bereich der ersten Kiementasche, so dass jedoch die ganze Bildung mit dem ventralen Stücke beginnt, d. h. von der Schilddrüse ausgeht und erst im weiteren Verlauf in die erste Kiementasche einbiegt. Aus allen diesen Beobachtungen ergiebt sich also ganz evident die Selbständigkeit der Schlundwimperrinne und ihre Unabhängigkeit von dem hinter ihr liegenden Rudiment des Taschengrundes.

Darin stimmen die Wimperrinnen der Ammocoeten vollständig überein mit den ihnen homologen Schlundwimperrinnen der Tunicaten (Balfour, Shipley, Dohrn)[1], die ebenfalls vom Boden des Kiemendarmes ausgehend ihn vor den ersten Kiemenspalten umgürten. Endlich kann auch der ventrale Ausgangspunkt der Wimperrinnen aller Chordaten als ein homologer bezeichnet werden, da die Hypobranchialrinne der Mantelthiere und des *Amphioxus* mit der rinnenförmigen Schilddrüsenanlage der Neunaugen nach Form und Lage durchaus übereinstimmen (W. Müller, Schneider). Um so weniger kann daher die Schilddrüse aus einem umgebildeten Kiemenpaar abgeleitet werden (Dohrn, 7 u. 10): sie ist eben eine umgebildete Hypobranchialrinne ohne jede Beziehung zu den Kiementaschen, erfährt in der

---

[1] Indem Dohrn diese Homologie gegen van Beneden und Julin vertheidigte, hat er gleichzeitig die Aufstellung dieser Forscher, dass nicht die erste, sondern die zweite Kiementasche der Ammocoeten dem Spritzloch der übrigen Fische homolog sei, mit vollem Recht zurückgewiesen.

Metamorphose der Ammocoeten eine noch weiter gehende Rückbildung und erscheint bei den übrigen Vertebraten nur noch in dieser Endform, nachdem die ursprüngliche Rinnenform eben so wie die Wimperrinne auch auf den Embryonalstufen spurlos verschwunden sind[1].

Darin, dass die Hypobranchialrinne und die ihr angeschlossenen Wimperrinnen bei den niederen Chordaten lebenslängliche, bei den Cyclostomen nur noch larvale Organe sind, die weiterhin sich in bloße Rudimente verwandeln (Schilddrüse)[2] oder ganz verschwinden (Wimperrinnen), zeigt sich ganz klar, dass die Rückbildung dieser Organe von den niederen Chordaten zu den höheren fortschreitet. Dies steht nun im Gegensatz zu der bekannten Ansicht Dohrn's, dass die mit Wimperrinnen ausgerüsteten Chordaten (Ammocoeten, Tunicaten, *Amphioxus*) jünger seien als die Wirbelthiere, insbesondere die Fische, die keine Wimperrinne besitzen. Dohrn ging eben davon aus, dass diese Wimperorgane als Umbildungsprodukte der ersten Kiementaschen nothwendigerweise deren vollständige Rückbildung mit einem vollkommenen Verschluss ihrer Öffnungen voraussetzten; folglich stellten die offen bleibenden ersten Kiementaschen oder die Spritzlöcher der Selachier und Ganoiden frühere Zustände dar als die in Wimperrinnen verwandelten Taschen der Cyclostomen, woraus sich die Abstammung der letzteren und weiterhin auch der niederen Chordaten von Fischen mit Spritzlöchern und ohne Wimperrinnen ergebe (10).

Ich brauche nicht zu untersuchen, ob diese Schlussfolgerung Dohrn's eine zwingende ist; denn nachdem sein Ausgangspunkt, die Identität der ersten Kiementasche und der Wimperrinne, sich als irrig erwiesen hat und vielmehr feststeht, dass die Entwicklung der Wimperrinne mit der vorausgehenden Rückbildung jener Tasche bei den Ammocoeten in keinem ursächlichen Zusammenhange steht, fällt mit der irrigen Voraussetzung auch die Schlussfolgerung. Dagegen beweist die oben angegebene Reihenfolge in der Ausbildung der fraglichen Organe, dass ihre Zustände bei den Wirbelthieren jünger sind als diejenigen bei den Tunicaten und Leptocardiern.

---

[1] Für den angegebenen Ursprung der Schilddrüse zeugt in zweiter Linie auch folgende Beobachtung. Die Larven, die sich bereits in den Sand eingewühlt haben, ernähren sich dort zuerst von Protozoen, und zwar so, dass diese im Kiemendarm in größerer Zahl in einen Ballen von schleimiger Substanz eingebacken und so festgehalten werden. Dies erinnert nun lebhaft an die Ernährungsweise der Tunicaten, bei denen die Schleimmasse von der Hypobranchialrinne abgesondert wird. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass die Schilddrüse der Ammocoeten als Homologon der Hypobranchialrinne auch noch dieselbe Funktion hat und den genannten Schleimballen liefert.

[2] Die physiologische Anpassung der definitiven Schilddrüse an eine ganz neue Funktion beeinträchtigt nicht ihre morphologische Bedeutung als Rudiment eines früheren Zustandes.

Während der geschilderten Rückbildung des Hyoidbogens und der ersten Kiementasche erleiden auch die übrigen Kiemenbögen und Taschen bemerkenswerthe Umbildungen. Der Grund jeder Tasche verschiebt sich nach hinten, so dass ihre Hinterwand ziemlich genau in eine Querebene des Körpers zu liegen kommt, während die entsprechend verbreiterte Vorderwand eine solche Ausbiegung erfährt, dass der von ihr überkleidete Kiemenbogen sich in zwei Abschnitte sondert, eine quergestellte innere Leiste und eine sagittal gestellte äußere Platte, die sich gegen ihren hinteren Rand merklich verjüngt (Figg. 9, 10, 20). Darauf beginnt der Kiemenbogen an der Grenze beider Abschnitte sich zu verdünnen, bis endlich nur noch eine dünne Membran (Verbindungshaut) beide Theile, nämlich die äußere Kiemenbogenplatte und den aus der inneren Leiste hervorgegangenen Kiementräger verbindet (Figg. 13, 23—26).

Die Verbindungshaut hört an der Decke und am Boden des Kiemendarmes auf; in dem Maße als sie auswächst, führt sie bestimmte Biegungen aus, die aus den Abbildungen zu ersehen sind (Figg. 25, 26, 30). In der Kiemenbogenplatte liegt das knorpelige Kiemenskelett, und zwar die absteigenden Knorpelspangen dicht am Ursprung der Verbindungshaut. Die Kiementräger dagegen enthalten die Kiemengefäße; und indem sie sich dorsal an die Aorta, ventral an die Kiemenarterienstämme anschließen, bilden sie die Brücken, auf denen die definitiven branchialen Verbindungen der Arterienstämme und der Aorta entstehen. Der Aortenbogen liegt in der Mitte des Kiementrägers, an der Wurzel der alsbald entstehenden Kiemen, und verwandelt sich später in die Kiemenarterie, während die Kiemenvene proximal von ihr im Rande des Kiementrägers entsteht[1].

---

[1] An der Decke und am Boden der Kiementaschen zeigen sich zwischen den Kiementrägern quere Wülste, die die Taschen an ihren Enden unvollkommen theilen, und deren Epithel aus hohen klaren Zellen besteht (Figg. 21, 22, 24). Diese Wülste erinnern einerseits eben so sehr an die Zungenbalken der Kiemenlöcher von *Amphioxus*, wie andererseits an die Anlagen der Thymus und der branchialen Epithelkörperchen bei den übrigen Wirbelthieren. Wenn diese Ähnlichkeiten mit wirklichen Homologien zusammenfallen, so bilden die Thymus etc. eben so wie die Schilddrüse die Rudimente eines völlig anders gearteten Organs von *Amphioxus*.

An dem sekundären Hyoidbogen unterbleibt die Sonderung in Außenplatte, Verbindungshaut und Kiementräger, obgleich an ihm auch Kiemen hervorwachsen (Figg. 13, 23). Er bleibt ein kompakter Wulst, auf dessen Höhe die Wimperrinne verläuft; nur am Hinterrande, im Umfange des ersten Kiemenloches, verdünnt er sich in derselben Weise wie die übrigen Kiemenbögen.

Der Durchbruch der zweiten bis achten Kiementasche nach außen erfolgt nur in der Mitte ihrer Höhe und innerhalb der Verbindung ihres Grundes mit der Oberhaut in Form von kurzen senkrechten Spalten (erste bis siebente Kiemenspalte). Wie die Kiementaschen sind auch ihre äußeren Öffnungen, die Kiemenspalten, schräg nach hinten gerichtet, so dass der dünne hintere Saum jedes Kiemenbogens wie ein Deckel über der zugehörigen Spalte liegt. Die Mündungen der Kiementaschen in den Darm bleiben bei den Ammocoeten weit (Fig. 30) und ziehen sich erst in der Metamorphose zu runden Löchern zusammen, indem die zwischenliegenden Ränder der Kiementräger sich zur seitlichen Wandfläche des definitiven Kiemendarmes ausdehnen, der sich dann bekanntlich vom übrigen Vorderdarm vollständig absondert.

Die eigentlichen Kiemen entstehen an der Vorderwand und der Rückwand der zweiten bis achten Kiementasche oder, was dasselbe ist, an der Rückwand des sekundären Hyoidbogens, an beiden Seiten der sechs freien Kiementräger und an der Vorderwand des letzten, an den Herzbeutel angewachsenen Kiemenbogens. Ihre Anlagen bestehen in fingerförmigen, annähernd sagittal, also nach vorn und nach hinten gerichteten Fortsätzen, den Kiemenfäden, die an jeder Wand in einer Reihe über einander liegen und in beiden Reihen desselben Kiementrägers mit einander alterniren (Figg. 27). Die Vorderreihen entwickeln sich im Allgemeinen etwas später und stehen weiter auswärts als die hinteren Reihen (Fig. 24). Der wulstige freie Rand des Kiementrägers mit der Kiemenvene bleibt frei. Später entstehen gleiche Kiemenfäden auch an der Decke und dem Boden der Kiementaschen, so dass diese allseitig mit Kiemen besetzt sind (Fig. 29).

Die Kiemenfäden beginnen als winzige Höckerchen zu sprossen, wenn die Kiemenarterien und Kiemenvenen in der Regel schon fertig sind, aber noch nicht die sie verbindenden, für die Kiemenfäden bestimmten Gefäßschlingen. Sobald der Höcker deutlich hervortritt, entsendet die Kiemenarterie in seinen distalen Rand einen Zweig, der eben nichts weiter ist als ein wandungsloser Spaltraum, der sich am Gipfel des Höckers verliert (Fig. 18). Gleichzeitig hat sich das

Epithel des Höckers auffallend verdünnt. Erst in zweiter Linie entwickelt sich am proximalen Rande des Höckers in ähnlicher Weise ein Venenzweig, der am Gipfel mit dem Arterienzweige zusammentrifft (Fig. 19); während der Höcker zum Kiemenfaden auswächst, bildet sich die Wand der erweiterten Gefäßschlinge vollends aus. Offenbar ist also bei der Kiemenbildung das Primäre die Wucherung des Mesenchyms und die Oberflächenvergrößerung des Epithels, denen sich die wandungslosen Blutbahnen und zuletzt Gefäße anschließen.

Ein zweites Stadium der Kiemenbildung beginnt in Larven von ca. 1 cm Länge und wird durch die Entwicklung von Seitenzweigen an jedem Kiemenfaden gekennzeichnet (Figg. 28, 29). Sie entspringen alternirend auf seiner oberen und unteren Seite, so dass er zum Stamm einer federförmigen Bildung (Fiederkieme) wird. Sie entwickeln sich eben so wie die Kiemenfäden und erhalten Gefäßschlingen, die vom Arterienzweig zum Venenzweig hinübergehen. Die zierlichen Längsdurchschnitte der Fiederkiemen geben aber kein ganz richtiges Bild von ihnen; denn wenn schon die jüngsten Kiemenfäden eine in frontaler Richtung verbreiterte Basis haben, so nimmt dies in der Folge immer mehr zu, da diese Basis stets bis an den freien Rand des Kiementrägers reicht und dieser letztere in derselben Richtung sich stetig verbreitert (Figg. 24—26). So wird der ursprüngliche Kiemenfaden oder der Stamm der Fiederkieme allmählich zu einem dreieckigen Blättchen, auf dessen beiden Flächen die Seitenzweige sitzen und sich mit ihnen von einem Rand zum andern ausdehnen, d. h. zu kleinen Leisten oder Rippen auswachsen. Dadurch erhält die Fiederkieme die Form eines zweiseitig quergerippten Kiemenblättchens.

Das dreieckige Kiemenblättchen wächst aber am proximalen Rande stärker als am distalen und stellt sich dadurch schräg zum Kiementräger, der seinerseits sich nach vorn biegt (Fig. 30). So kommt es, dass die queren Rippen schräg zur Fläche des Kiementrägers stehen und an der proximalwärts ausgedehnten Basis des Kiemenblättchens sogar rechtwinkelig auf sie stoßen. Obgleich also das, was Anfangs die Faden- und Federkieme darstellte, noch immer frei in den Raum der Kiementasche hineinragt, so ruft doch die angegebene Anordnung der Blattrippen den Eindruck hervor, als wenn jedes Kiemenblättchen mit dem distalen Rande seiner basalen Hälfte sich an den Kiementräger angelegt hätte und mit ihm verwachsen wäre.

In diesem Zustande erhalten sich die Kiemen der Ammocoeten, abgesehen von einigen untergeordneten Formveränderungen, bis zur Metamorphose der ganzen Thiere, worauf die letzte Wandlung dieser Organe eintritt. Obgleich ich die letztere nicht direkt, d. h. während der Larvenmetamorphose selbst habe verfolgen können, so lässt sie sich doch aus dem Vergleich der Kiemen des Querders und des fertigen Neunauges mit genügender Sicherheit ermitteln.

Nach der Larvenmetamorphose sind an die Stelle der früheren Kiementräger und ihrer Verbindungshäute gleichmäßig dicke Scheidewände getreten, die von den äußeren Kiemenbogenplatten in ihrer ganzen Breite ausgehen und gerade nach innen und vorn ziehen (Fig. 31). In der Mitte jeder dieser Scheidewände spannt sich eine dünne muskulöse Platte zwischen dem absteigenden Kiemenknorpel und der weit medianwärts vorgerückten Kiemenarterie aus; dort spaltet sie sich in vier Platten, die divergirend zu den proximalen Enden beider Kiemenblattreihen ziehen. Zwischen diesen Platten und den Kiemen, sowie im proximalen Randwulst der Scheidewand befinden sich weite Bluträume, die, wie mir scheint, zuerst in der Kiemenbogenplatte entstehen und dann in die Verbindungshaut und den Kiementräger vordringen und sie dadurch zu der mächtigen Anschwellung bringen, wodurch der frühere Zwischenraum zwischen der Kiemenbogenplatte und der freien Kieme ganz verschwindet und diese mit ihrem distalen Rande der neuen Scheidewand bis zur Berührung genähert werden (vgl. Figg. 30, 31). Diese Annäherung beider Theile führt zu ihrer festen Verbindung: die früher in sagittaler Richtung frei in die Kiementasche vorragenden Kiemenblättchen sind nach der Metamorphose in ihrer ganzen Länge an die Scheidewände angewachsen.

Die physiologische Bedeutung jener weiten Bluträume ist nicht klar, obgleich sie sicherlich bei der eigenthümlichen Athmung der Neunaugen eine Rolle spielen. Vielleicht wirken sie wie Schwellkörper, um den weichen Scheidewänden vorübergehend (bei dem Einsaugen des Athemwassers?) einen größeren Halt zu verleihen und so eine bestimmte Stellung der Kiemen zu gewährleisten.

Von den sonstigen Bildungen des Kiemenapparates der Neunaugen erwähne ich nur noch die Umgebung der äußeren Kiemenlöcher (Fig. 32). Der deckelartige Saum der Kiemenbogenplatte, der sich von vorn über jedes Kiemenloch legt, ist keine Neubildung, sondern, wie ich zeigte, der ursprüngliche Hinterrand des Kiemenbogens und daher nun außen vom Ektoderm, innen aber vom Entoderm überzogen (Figg. 10, 13, 23, 30, 31). Wo er der wulstigen hinteren Lippe des Kiemenlochs sich beinahe bis zur Berührung nähert, da liegt auch an dieser Lippe die Grenze von Ekto- und Entoderm. So verhalten sich die Kiemenlöcher schon an den jungen Ammocoeten und bleiben bis zur Larvenmetamorphose unverändert; erst nach derselben finde ich bemerkenswerthe Neubildungen an diesen Theilen, und zwar deutlicher an den großen wie an den kleinen Flussneunaugen. Unter dem konvexen Rande der deckelartigen Vorderlippe jedes Kiemenlochs ragt ein starker Zapfen vor, der in der Tiefe von der hinteren Lippe entspringt und einen ganz isolirten Stützknorpel enthält (Figg. 31—33); er mag als Hemmung für den aufliegenden Deckel dienen. Koncentrisch zu jenem Rande, aber in merklichem Abstande dahinter ist das Integument des Kiemenbogens zu einer Furche eingesunken, in der eine nicht ganz regelmäßige Doppelreihe von kleinen Hautzapfen steht. An diesen konischen oder etwas birnförmigen, aus beiden Hautschichten zusammengesetzten Papillen habe ich keine Textur bemerkt, die eine besondere Funktion andeutete. Man könnte sie allenfalls für eine Art von Reuse halten, die außen angebracht ist, weil bei den Neunaugen das Athemwasser durch die äußeren Kiemenlöcher in die Kiementaschen eintritt.

Unter dieser Papillenreihe verläuft eine Knorpelspange, die über und unter dem Kiemenloch in die Basis der Vorderlippe umbiegt und sich dort ringförmig schließt (Fig. 33). Diese Knorpelringe hat schon SCHNEIDER gezeichnet, ohne sie im Text zu erwähnen (31, Taf. X, Fig. 1). Sie haben natürlich die Bestimmung, die Wand des Kiemenlochs fester und elastischer zu machen; mit dem übrigen Skelett stehen sie in keinem Zusammenhang.

Aus der Entwicklungsgeschichte des Kiemenapparates von *Petromyzon* geht als wichtigstes Ergebnis hervor, dass die Kiemen ausschließlich innerhalb der ursprünglichen entodermalen Kiementaschen entstehen, also Darmkiemen sind, und dass die ektodermalen Außenseiten der Kiemenbögen, abgesehen von der späten Neubildung der Hautpapillen, unverändert bleiben. Die Kiemen beginnen als senkrechte Reihen von kurzen Kiemenfäden, die sich in Fiederkiemen und zweiseitig gerippte Kiemenblättchen verwandeln; erst in der Larvenmetamorphose verwachsen sie längs ihres ganzen distalen Randes mit der Taschenwand. — Die erste Kiementasche bildet sich vollkommen zurück, ohne in ein anderes Organ (Wimperrinne) überzugehen; eben so wird der ursprüngliche Hyoidbogen durch den ganz neugebildeten sekundären Hyoidbogen ersetzt.

Die Kiemen der Selachier.

Die noch geschlossenen primären Kiementaschen der Embryonen von *Torpedo ocellata* haben eine große Ähnlichkeit mit denen der Cyclostomen (Fig. 39); sie sind ebenfalls oben und unten über die Grenzen des Darmes hinaus erweitert, brechen aber in ihrer ganzen Höhe, also mit sehr langen Kiemenspalten, nach außen durch. Vor diesem Durchbruch ist die Außenseite aller Kiemenbögen ganz glatt; in ihrem Inneren befindet sich innerhalb eines dichten Mesenchyms eine cylindrische Muskelanlage und, wenigstens in den ersten Bögen, hinter ihr und etwas proximalwärts von ihr, die Anlage des Aortenbogens. Der Kieferbogen weicht nur darin von den übrigen Bögen ab, dass sein Muskelstrang und der Aortenbogen nicht wie bei jenen senkrecht, sondern in Folge der Kopfbeuge beinahe horizontal verlaufen (Fig. 48). Sobald nun die primären Kiemenspalten von vorn nach hinten fortschreitend sich öffnen, beginnt eine bemerkenswerthe Divergenz in der weiteren Entwicklung der Bögen. Der Kieferbogen behält die angegebenen Form- und Lagebeziehungen seiner Theile, dagegen verändern sie sich in den übrigen Bögen, und zwar zuerst im Hyoidbogen, dann in den Kiemenbögen (Fig. 40). Die Außenseite jedes Bogens wölbt sich stark vor, und der Aortenbogen rückt an die Hinterseite des Muskelstranges, der sich bereits in querer Richtung nach außen auszudehnen beginnt. Im weiteren Verlauf dieser Veränderungen (Fig. 41 ff.) werden die Muskelstränge zu quergestellten dünnen Platten mit einem verdickten äußeren und inneren Rand, und die Aortenbögen oder künftigen Kiemenarterien rücken hinter den Platten immer weiter gegen den Rand der äußeren Kiemenspalten vor (vgl. Dohrn, 4). Gleichzeitig zeigen sich die ersten Spuren der Kiemenvenen, je an der Vorder- und der Hinterseite der Muskelplatte und proximal von den Arterien; die hintere Vene verbindet sich an allen Kiemenbögen durch eine bis zwei Querkommissuren mit der vorderen, die dorsal in den ursprünglichen Aortenbogen mündet (Figg. 42, 64—66). An dieser Mündung löst sich darauf das darunter befindliche, längs der Kiemen verlaufende Stück des Aortenbogens von seiner dorsalen Fortsetzung ab, die der Vene zufällt, und wird zur Kiemenarterie. Im Hyoidbogen, der nur eine hintere Kiemenreihe entwickelt, mündet die hintere Vene in den Aortenbogen, während die vordere Vene kurz bleibt und durch eine Kommissur mit der ersteren zusammenhängt[1]. Im Kieferbogen entsteht nur eine Vene.

Während des Erscheinens der Venenstämme beginnt die Kiemenbildung am Hyoidbogen und den Kiemenbögen, etwas später am Kieferbogen. — Die erste Kiementasche öffnet sich nur in ihrer oberen Hälfte, dem späteren Spritzloch, und bleibt darunter, unmittelbar unter der sich bildenden Spritzlochkieme verschlossen, aber noch einige Zeit mit dem Ektoderm verlöthet. Dadurch lässt sich nachweisen, dass diese Kieme proximal von der Verlöthung des Ektoderms und Entoderms, also innerhalb der Kiementasche entsteht und rein entodermalen Ursprungs, eine Darmkieme ist (Figg. 48—50). Sie besteht wie alle übrigen Kiemen aus fingerförmigen Kiemenfäden, die sich an der Innenseite des Bogens von außen nach innen an einander reihen und mit ihren freien Enden aufwärts wachsen. Der längs dieser Kiemen verlaufende erste Aortenbogen wird wie in den übrigen Visceralbögen zur Arterie, und die einfache Vene entsteht als Neubildung aus mehreren Stücken proximal von ihr und etwas tiefer (Figg. 48, 65). Sehr bald schwindet jedoch die untere Hälfte des ersten Aortenbogens von seinem Ursprung an bis gegen die Spritzlochkieme[2] und wird durch eine Kommissur von der vorderen Hyoidvene her ersetzt (Fig. 66); in Folge dessen erhält diese Kieme nur arterielles Blut aus der Hauptvene des Hyoidbogens, verliert also ihre respiratorische Funktion und wird bei manchen Selachiern bis zum vollständigen Schwund zurückgebildet. Sie darf daher als rudimentäres Organ bezeichnet werden. — Die dorsale Fortsetzung des ersten Aortenbogens löst sich gleichzeitig von der Carotis ab.

So wie die Kiemenarterien der übrigen Bögen anders verlaufen als die Arterie des Kieferbogens, nämlich nicht an der Innenseite, sondern an der Außenseite jedes Bogens, so nehmen auch die zugehörigen, allein dauernd athmenden eigentlichen Kiemen eine andere Lage ein als die Spritzlochkiemen, sie liegen ausschließlich längs der Ränder der äußeren Kiemenspalten (Figg. 41—44). Nur lässt es sich nicht überall unzweifelhaft entscheiden, ob die Kiemenfäden außerhalb oder innerhalb jener Ränder, aus dem Ektoderm oder dem Entoderm entstehen; denn da sich die Kiemenspalten lange vor dem Beginn der Kiemenbildung öffnen, und die gleichzeitige Vorwölbung der Außenseite der Bögen die Spaltenränder glättet und verwischt, so fehlen oft die sicheren Merkmale der fraglichen Grenze. Wie schon erwähnt, haben sich alle früheren Forscher für den entodermalen Ursprung aller Kiemen der Selachier ausgesprochen; ich finde aber dafür weder in ihren Untersuchungen noch in meinen eigenen Präparaten irgend einen strikten Beweis, dagegen wenigstens an einzelnen Stellen bestimmte Merkmale des Gegentheils.

---

[1] Dohrn giebt ausdrücklich nur eine Hyoidvene an (6), was ich aber nicht bestätigen kann.

[2] Bevor dieses Stück ganz verschwunden ist, läuft es unterhalb des Spritzloches in unregelmäßige Lakunen aus, wie sie bereits Dohrn erwähnte (6, p. 7).

Die Torpedo-Embryonen von ca. 7 mm Länge besitzen am Hyoidbogen und den drei ersten Kiemenbögen bereits kurze Kiemenfäden, am vierten Kiemenbogen aber noch nicht (Figg. 41—44). Er steht auch sonst in der Entwicklung zurück, hat erst eine flache, nicht vorgewölbte Außenseite und daher noch deutliche Ränder an den ihn einfassenden Kiemenspalten. Sein Vorderrand steht nun so weit hinter der ihn überragenden Kiemenanlage des vorausgehenden Bogens zurück, dass an ihrem ektodermalen Ursprung außerhalb der ursprünglichen Kiemenspalte kaum zu zweifeln ist (Figg. 43, 44). Dasselbe zeigt sich am vierten und fünften Kiemenbogen von etwas älteren Embryonen von *Mustelus* und *Pristiurus.*

Ein weiteres Merkmal der fraglichen Grenze bieten die in ihrer Lage vor der Muskelplatte beständigen Kiemenbogennerven. Derjenige des Hyoidbogens verläuft entlang der ganz unverkennbaren Grenze der ersten Kiementasche am Spritzloch und unter ihm, wo die Tasche geschlossen, aber mit der Oberhaut verlöthet ist (Fig. 45); man darf daher annehmen, dass auch die übrigen Kiemennerven die Lage der ursprünglichen Kiemenspaltenränder bezeichnen, wonach die Kiemen außerhalb derselben im Bereich des Ektoderms entständen (Figg. 41, 46, 47). Ihre Hautkiemennatur erweist sich also auch nach diesem Merkmal als sehr wahrscheinlich, während nichts sie als Darmkiemen erscheinen lässt.

Unter diesen Umständen wird jene aus der Beobachtung sich ergebende Wahrscheinlichkeit durch die Vergleichung mit den Ganoiden und Teleostiern zur Gewissheit, indem die offenbar gleichartigen Kiemen dieser Fische, wie ich zeigen werde, ganz evident Hautkiemen sind. Dieselbe Evidenz fehlt aber den Selachiern desshalb, weil ihre Kiemen durch eine besondere Entwicklung der Außenseite der Bögen (s. u.) bis an den Rand der Kiemenspalten verdrängt werden.

Die jüngsten höckerartigen Anlagen der Kiemenfäden entstehen bei den Selachiern in der Regel früher als die zugehörigen Gefäßschlingen (Fig. 51), die von den Kiemenarterien ausgehen, den distalen

Rand der Kieme durchlaufen und an ihrem Ende in die Kiemenvene des proximalen Randes umbiegen (Figg. 46, 47). — Jeder freie Kiemenbogen trägt zwei Kiemenreihen, der Hyoidbogen nur eine hintere Reihe; sie sind von Anfang an getrennt durch die Vorwölbung der Außenseite des Bogens, die sehr bald eine mittlere Längskante erhält und mit dieser schräg nach hinten gerichtet immer weiter auswächst. Die Muskelplatte zieht sich bis in jene Kante hinein. Bei diesem Wachsthum bleiben die Basen der Kiemenfäden mit der sie trennenden Basis der Vorwölbung, dem Kiemenseptum, verbunden und dehnen sich zugleich mit ihm in der genannten Richtung aus (Fig. 47). Wo sie sich von dem Septum trennen, um als die sogenannten »äußeren Kiemenfäden« frei nach außen hervorzutreten, da beginnt auch der freie Außentheil des Septum, der bei fortdauerndem Wachsthum sich deckelartig über den dahinter liegenden Zwischenraum zweier Septen mit den angeschlossenen Kiemen ausbreitet und durchweg als Kiemendeckel bezeichnet werden kann, da er am Hyoidbogen zweifellos das Homologon des gleichnamigen Theiles der Ganoiden und Teleostier ist.

Die hinteren Kiemenreihen jedes Bogens erscheinen nicht nur früher als die vorderen, sondern wachsen auch allein in die langen Fäden aus, die den Kiemendeckel überragen (Fig. 34); die freien Enden der vorderen Kiemenfäden erreichen nicht einmal seinen freien Rand. Im Übrigen ist aber die Entwicklung beider Reihen dieselbe. Die mit dem Septum verwachsenen Basen der Kiemenfäden verlängern sich mit seinem Wachsthum fortdauernd, und es ist nicht wahrscheinlich, dass Theile der freien Fäden sich ihm anlagern. Die letzteren schrumpfen allmählich bis auf ein ganz kurzes Ende ein, so dass die angewachsenen Basen die eigentlichen Anlagen der definitiven Kiemen darstellen. Sie bilden sich in der Folge eben so aus wie die Kiemenfäden der Cyclostomen: an der Ober- und der Unterseite jedes Fadens erscheinen mit einander alternirende Vorsprünge, die sich in Querleisten oder Rippen verwandeln, während der Faden selbst sich entsprechend abplattet und so zum quergerippten Kiemenblättchen wird. Die Zwischenstufe der freien Fiederkieme wird bei den Selachiern nur durch das genannte übrig bleibende Ende des freien Fadens repräsentirt, an dem die zweizeiligen Querrippen sich in der Form von dreieckigen Blättchen entwickeln.

Zur Vollendung des typischen Kiemenapparates der lebenden Selachier gehören noch das Kiemenskelett und die Verbindungen der Kiemendeckel. Die knorpeligen »Kiemenbögen« entstehen einwärts von den Kiemengefäßen und hinter den Muskelplatten (Fig. 47), die Kiemenstrahlen in den Septen ebenfalls an der Hinterseite der Muskelplatten; die Existenz der Strahlen ist daher an diejenige der Septen gebunden. — Die oberen und unteren Abschnitte jedes Kiemendeckelrandes legen sich bekanntlich an die folgenden Kiemendeckel an und verwachsen mit ihnen, so dass die ursprünglich nach oben und unten weit offenen Zwischenräume zwischen den kiementragenden Septen und den Kiemendeckeln der auf einander folgenden Bögen nach außen sackförmig abgeschlossen werden, bis auf je einen beschränkten schlitzförmigen Zugang unter dem freibleibenden mittleren Abschnitt des Kiemendeckelrandes. So entstehen aus den embryonalen offenen Kiemenfächern der Selachier die die Kiemen beherbergenden Kiemensäcke mit ihren äußeren Kiemenlöchern als durchaus sekundäre Bildungen an der Außenseite der ursprünglichen Körperwand. Es sind Schutzvorrichtungen für die Hautkiemen, die nach ihrer Entwicklung und Funktion mit den Kiemendeckelbildungen der übrigen Fische im Allgemeinen übereinstimmen. — Die entodermalen Kiementaschen, von denen doch die ganze Kiemenentwicklung ausgeht, ziehen sich bei den Selachiern zu der Auskleidung der inneren Mündungen der sekundären Kiemensäcke in den Darm zusammen, was eben eine weitgehende Rückbildung bedeutet.

Die Kiemen der Ganoiden.

Salensky hat in seiner Entwicklungsgeschichte von *Acipenser ruthenus* die Entstehung der Kiemen nur ganz flüchtig, und die Frage, ob sie entodermalen oder ektodermalen Ursprungs sind, überhaupt nicht berührt. Ich selbst habe nur wenige Entwicklungsstufen der Kiemen von *Acipenser sturio* untersuchen können, die aber zu einer ganz bestimmten Beantwortung jener Frage genügten.

An den jüngsten dieser Stör-Embryonen (Fig. 52) war der Kiemendarm noch größtentheils solid und niedrig; die drei bis vier Paare meist ebenfalls solider Kiementaschen erweiterten sich jedoch distalwärts wie bei den Selachiern. Die erste Kiementasche, das künftige Spritzloch, erreichte noch nicht das glatt darüber hinziehende Ektoderm; die zweite Tasche war bereits spaltförmig ausgehöhlt und bildete mit dem rinnenförmig eingesenkten Ektoderm eine dicke Verschlussmembran (vgl. Figg. 53—55). Diese Einsenkung rührte aber offenbar von einer wulstigen äußeren Vorwölbung des Hyoidbogens oder seinem Kiemenwulst her, was sich auch, nur in schwächerem Maße an den beiden folgenden Bögen wiederholte. Die dritte und vierte Tasche waren wieder solid und unvollkommen entwickelt.

Im Kieferbogen, dem Hyoidbogen und den zwei ersten Kiemenbögen waren die Aortenbögen fertig und lagen in der Mitte des Bogens; distal von ihnen zeigten sich die ersten Spuren neuer Gefäße (s. u.).

Auf der folgenden Stufe (Fig. 53) ist die angegebene Aushöhlung der zweiten Kiementasche so weit vorgeschritten, dass sie stellenweise nach außen durchgebrochen war; wo die Verschlussmembran aber noch bestand, befand sie sich in der Mitte zwischen dem Aortenbogen und den Kiemenwulsträndern des Hyoid- und ersten Kiemenbogens. Ihre Kiemenwülste sind also bis zur Verschlussmembran mit Ektoderm überkleidet. Die übrigen Kiementaschen und -bögen waren noch indifferent und die Gefäße dieselben wie vorher.

Die nächst älteren Embryonen mit völlig ausgehöhltem Kiemendarm besitzen schon Kiemenanlagen in Gestalt kurzer höcker- oder fingerförmiger Fortsätze, die später zu Kiemenfäden auswachsen (Fig. 54). Am Hyoidbogen sitzen sie in einer Reihe an der Hinter- oder Innenseite seines Kiemenwulstes (Kiemendeckelkieme) und so weit außerhalb der noch stellenweise erhaltenen aber verdünnten Verschlussmembran, dass an ihrem ektodermalen Ursprung nicht zu zweifeln ist. Der freie Rand des hyoidalen Kiemenwulstes ist als eine schwache Vorwölbung nach außen von den Kiemenanlagen und etwas vor ihnen sichtbar. Am ersten Kiemenbogen treten beide Kiemenreihen, wie es scheint, gleichzeitig und mit ihren Basen eng verbunden aus dem Kiemenwulst hervor, so dass sie ihn und somit die ganze ektodermale Außenseite des Bogens vollständig verdecken. Dass sie thatsächlich auf die Oberhaut beschränkt bleiben, wird durch ihre Lage außerhalb der Verschlussmembran bewiesen. Die Kiemenanlagen des zweiten Kiemenbogens waren nur an einer Stelle als eine schwache Gabelung des Kiemenwulstrandes sichtbar; die übrigen Bögen besaßen noch keine Kiemenanlagen. — Die Gefäße dieser Embryonen waren wegen der mangelhaften Konservirung der letzteren nicht gut zu verfolgen; dadurch entsteht aber, wie sich zeigen wird, keine Lücke in der Beobachtung ihrer fortlaufenden Entwicklung.

Auf der letzten mir zu Gebote stehenden Entwicklungsstufe von *Acipenser sturio* (Figg. 55, 56) waren alle beschriebenen Bildungen des Kiemenapparates noch etwas weiter entwickelt und nach hinten weiter vorgeschritten. Die erste Kiementasche war hohl, aber noch ohne Kiemenanlagen, die also merkwürdigerweise später auftreten als die Pseudobranchie der Teleostier (s. u.). Bei der Übereinstimmung in den topographischen Verhältnissen jener Tasche beim Stör und den Teleostiern kann aber die Spritzlochkieme des ersteren nicht anders als bei den Knochenfischen, nämlich nur als Darmkieme entstehen (s. u.). — Die Hautkiemen des Hyoidbogens derselben Störembryonen sind noch mäßig lang und liegen nahe am äußersten Rande des frei bleibenden Kiemenwulstes, der später zum hyoidalen Kiemendeckel auswächst. Die längsten und meisten Kiemen befinden sich am ersten Kiemenbogen; es sind zwei Reihen mit einander alternirender Kiemenfäden, die theilweise schon mit sehr kurzen Seitenzweigen besetzt sind (Fiederkiemen). Auch der zweite Kiemenbogen trägt zwei Reihen von Kiemenfäden, die jedoch noch keine Seitenzweige besitzen, dafür aber eben so wie die Fiederkiemen des ersten Bogens sich schon abzuplatten beginnen (Kiemenblättchen). Der dritte Bogen zeigt nur in seiner Mitte die ersten Spuren von Fortsätzen an seinem Kiemenwulst. Überall kommen Reste der Verschlussmembran vor, die den ektodermalen Charakter der nach außen davon befindlichen Kiemen wiederholt bestätigen.

In diesem Stadium war zu den früher genannten vier Aortenbögen noch ein fünfter im dritten Kiemenbogen hinzugekommen, der sechste Aortenbogen war jedoch nur in seinem dorsalen Abschnitt angelegt (Fig. 68). Alle Aortenbögen des Störs entspringen Anfangs aus dem einfachen Arterienstamm und steigen zu der Aorta ihrer Seite hinauf; nur der erste Aortenbogen neigt sich wie bei den Selachiern stark nach vorn. Schon auf den zwei ersten Entwicklungsstufen sah ich im Hyoidbogen und dem ersten Kiemenbogen einzelne kleinste Seitenzweige vom Aortenbogen in den Kiemenwulst eintreten (Figg. 52, 53); sie bestanden aber zunächst nur in feinen und unregelmäßigen Mesenchymlücken (Fig. 57), die sich erst auf den folgenden Stufen in wirkliche Gefäße verwandelten. Genau dasselbe zeigte sich später in den hinteren Kiemenbögen. Einige jener Gefäßanlagen waren gegen die Stellen gerichtet, wo etwas später die Kiemen erschienen; andere durchzogen aber die Mittelebene des Kiemenwulstes, bogen am Ende nach oben oder unten um und verbanden sich zu einem dem Aortenbogen parallelen äußeren Gefäßstamm, der also durch eine oder mehrere, bald vergängliche Anastomosen mit dem ersteren zusammenhing (Figg. 67, 68). Doch kann dieser Gefäßstamm auch aus den umgebogenen Enden der für die Kiemen bestimmten

Gefäßschlingen oder selbst ganz ohne Zusammenhang mit anderen Gefäßen aus mehreren getrennten Stücken entstehen.

Früher oder später verbindet sich dieses distale Gefäß mit der Wurzel des Aortenbogens, dicht über seinem Ursprung vom Arterienstamm (Fig. 68), ferner mit allen Gefäßschlingen der vorderen und hinteren Kiemen (Figg. 55, 56), um am dorsalen Ende des Kiemenbogens an den letzten Kiemen aufzuhören. So wird es zur Kiemenarterie, während der primäre Aortenbogen sich in die Kiemenvene verwandelt. Bei der Schrägstellung der Querachsen aller Kiemenbögen liegt die proximale Kiemenvene etwas vor der distalen Arterie.

Der Hyoidbogen verhält sich gerade so wie die Kiemenbögen; da jedoch seine Schrägstellung später in eine geradezu sagittale Stellung übergeht, liegt seine Vene oder der zweite Aortenbogen ganz merklich vor der Arterie. An einem Embryo der zweiten Stufe sah ich von dieser Vene einen queren Gefäßstamm entspringen, der auf den ersten Aortenbogen unterhalb der ersten Kiementasche gerichtet war, ihn aber erst auf den folgenden Stufen erreichte (Figg. 67, 68). Diese Anastomose entspricht derjenigen, die bei den Selachiern die Hyoidvene mit dem ersten Aortenbogen verbindet, jedoch mit dem Unterschied, dass die Hyoidvene der Selachier neben dem hyoidalen Aortenbogen sekundär entsteht, die Hyoidvene des Störs aber mit dem zweiten Aortenbogen identisch ist (vgl. Figg. 66, 68). — Nach der Herstellung der genannten Anastomose atrophirt auch beim Stör der unter der ersten Kiementasche befindliche Abschnitt des ersten Aortenbogens, so dass die später entstehende Spritzlochkieme von Anfang an kein venöses Herzblut, sondern nur das arterielle Blut aus der hyoidalen Kiemenvene erhält und niemals eine respiratorische Funktion ausübt. — Nur einmal fand ich in einem Embryo der letzten Stufe, und zwar nur einseitig, eine Anastomose zwischen der Vene und Arterie des Hyoidbogens genau in der Höhe der vorhin beschriebenen Anastomose der ersteren mit dem ersten Aortenbogen; wenn eine solche nach meinen Befunden ausnahmsweise gebildete Verbindung sich erhalten sollte, so würde durch sie der Spritzlochkieme neben dem arteriellen Blut auch halbvenöses zugeführt werden, was mir aber von keinem Belang erscheint. — Die Sonderung von Arterie und Vene der Spritzlochkieme war an meinen Störembryonen noch nicht eingetreten.

Die vollständige Trennung der Kiemenvenen und -arterien von einander, d. h. die Ablösung des ventralen Endes der Vene von der Wurzel des Aortenbogens, die alsdann sich nur in die Arterie fortsetzt, habe ich nur am Hyoidbogen gesehen (Fig. 68). Auch fehlten an meinen ältesten Embryonen immer noch die zwei letzten Kiemenarterien. Trotzdem kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die vermissten Bildungen in noch älteren Embryonen in derselben Weise entstehen, wie ich es an den vorausgehenden Bögen beschrieb. — Die Gefäße der Kiemenblättchen vertheilen sich in der gewöhnlichen Weise, so dass die Arterienzweige den Innenrand, die Venenzweige den Außenrand der Blättchen einnehmen.

Wenn man an demselben Kiemenbogen die noch kiemenlosen und die mit Kiemenanlagen besetzten Strecken mit einander vergleicht, so überzeugt man sich leicht, dass der Kiemenwulst mit seiner ganzen Oberfläche in die beiden Kiemenreihen auswächst, so dass er ihre verbundenen Basen darstellt; von einem besonderen Septum zwischen ihnen ist nichts zu sehen, und wenn später ihre Verbindung weit über die in der Kiemenbasis zurückbleibenden Gefäßstämme hinausreicht, so ist dies nicht durch ein vorgebildetes besonderes Septum vermittelt, sondern bloß eine Folge der fortschreitenden Verwachsung der Kiemenreihen selbst. Dies lässt sich auch rein anatomisch belegen, und wie ich finde, besonders klar bei *Polypterus*, dessen paarig zusammengehörende Kiemenreihen bis zur halben Höhe der Blättchen mit einander verwachsen, oder, wie es gewöhnlich heißt, an ein Septum angeheftet sind. In der proximalen Hälfte dieses Verbindungsgewebes verlaufen in einer Reihe über einander die Anfangsstücke der für die Blättchen bestimmten Arterienzweige, ehe sie sich seitwärts biegen, und zwischen diesen Gefäßen stoßen die dicken Kiemenstrahlen beider Kiemenreihen zusammen. Sowohl die Arterien wie die Strahlen, die sich gleicherweise in die freien Außenhälften der Kiemenblättchen fortsetzen, gehören aber, wie auch die Entwicklung des Störs und der Knochenfische beweist, den Kiemenblättchen selbst an; proximal ist also für ein Septum überhaupt kein Platz. Daher kann auch die bindegewebige, von einigen Muskelfasern durchsetzte distale Hälfte des Verbindungsgewebes kein selbständiges, vom Kiemenbogen ausgehendes Septum darstellen. Daraus ergiebt sich der einfache Schluss, dass das bezeichnete Verbindungsgewebe der Ganoiden, wenn man es auch Septum nennen will, mit dem selbständigen, in den freien ektodermalen Kiemendeckel sich fortsetzenden Kiemenseptum der Selachier nichts gemein hat.

Ganz anders verhält sich der Hyoidbogen, dessen Kiemenwulst nur an der hinteren oder inneren Seite in die Kiemendeckelkieme auswächst, an der anderen Seite aber frei bleibt und daher neben jener Kieme zum Kiemendeckel auswachsen kann, der denen der Selachier durchaus homolog ist.

Das Kiemenskelett des Störs stimmt mit demjenigen der Knochenfische überein. Die Kiemenspangen entstehen in der inneren Hälfte jedes Kiemenbogens und liegen zuletzt der Schleimhaut des Kiemendarmes an; die zweireihigen Kiemenstrahlen gehören aber den Kiemenblättchen selbst an und können daher den Septalstrahlen der Selachier nicht gleichwerthig sein. Die Kiemenstrahlen des Störs bestehen aus je einem stärkeren Knorpelfaden, der den Innenrand des Blättchens durchzieht und feine, dicht gedrängte Zinken trägt, die sich durch die ganze Breite des Blättchens bis zu seinem Außenrande erstrecken[1]. Die Kiemenstrahlen von *Polypterus* nehmen ebenfalls die ganze Breite des Kiemenblättchens ein, sind aber nicht kammförmig wie bei *Acipenser*, sondern solid bandförmig.

Schon an den zuletzt beschriebenen Störembryonen ist das Schicksal der ursprünglichen Darmkiementaschen nicht mehr zu verkennen, sie verwandeln sich in die engen Schlitze, die vom Kiemendarm bis zur Basis der Kiemenreihen ziehen, Anfangs noch relativ tief sind, aber später in Folge der überwiegend sagittalen Verdickung der Bögen als unmittelbare Spaltöffnungen des Darmes erscheinen. Es ist dies dieselbe Rückbildung der Taschen wie bei den Selachiern.

Die Kiemen der Teleostier.

Die Entwicklung der Teleostierkieme habe ich zusammenhängend an Lachsembryonen studirt. Sie verläuft im Allgemeinen eben so wie beim Stör; es sollen daher im Folgenden wesentlich nur einzelne Abweichungen hervorgehoben und einige Ergänzungen hinzugefügt werden.

Die erste Kiementasche ist eben so wie beim Stör angelegt und erreicht Anfangs selbst das Ektoderm zwischen dem Kiefer- und dem Hyoidbogen (Fig. 58). Gegen den Kiemendarm ist sie weit geöffnet und an dem Vorderrand dieser Öffnung zeigt sich schon an Embryonen mit einer völlig unverdeckten Kiemengegend eine wulstige Verdickung des Epithels als erste Anlage der Pseudobranchie, die folglich unzweideutig eine Darmkieme ist.

Sehr bald beginnt die Rückbildung der Tasche, indem ihr Grund sich von der Oberhaut zurückzieht und ihre proximalen Theile sich an die Seitenwand des Kiemendarmes umschlagen. Dadurch geräth auch die Anlage der Pseudobranchie in dieselbe Lage und scheinbar vor die Kiementasche, während sie thatsächlich sich nur vor dem noch allein kenntlichen Taschengrund befindet (Fig. 60). Zuletzt verschwindet auch dieser im Bereich der Pseudobranchie völlig. — Ihre Kiemenfäden knospen wie bei der Spritzlochkieme der Selachier in einer Reihe von außen nach innen hervor (Fig. 35) und verlängern sich dann gerade aufwärts, wobei sie bis auf ihre oberen Enden mit der Darmwand verwachsen. Daher verlaufen auch die Arterien und Venen der Kiemenfäden und -blättchen in senkrechter Richtung, die Gefäßstämme der ganzen Pseudobranchie aber ungefähr horizontal, so dass alle ihre Lagebeziehungen denen der übrigen Kiemen entgegengesetzt sind, — ein deutliches Merkmal dafür, dass die erste Kiementasche durch die starke Kopfbeuge nach vorn umgelegt ist. — Die bereits besprochene Homologie der Pseudobranchie mit der Spritzlochkieme ergiebt sich aus der Entwicklungsgeschichte ganz von selbst.

---

[1] Stannius hat diese kammförmigen Kiemenstrahlen gekannt, aber sehr unklar beschrieben (33, p. 212).

Die beschriebene erste Anlage der Pseudobranchie entsteht früher als ihre Gefäße, die erst dann aus dem ersten Aortenbogen hervorwachsen, wenn die einzelnen Kiemenfäden aus dem Wulst hervortreten.

Der Hyoidbogen der Knochenfische bildet bekanntlich keine Kieme; denn die ihm früher zugesprochene Pseudobranchie gehört eben dem Kieferbogen an. Der hyoidale Kiemendeckel der Knochenfische ist ein vollkommenes Homologon desjenigen der Ganoiden. — Auch die Kiemenbögen der Knochenfische entwickeln sich in allen wesentlichen Stücken eben so wie beim Stör und tragen ebenfalls nur Hautkiemen. Denn obgleich die Verschlussmembranen, die ich vom Stör beschrieb, den Lachsembryonen mit seltenen Ausnahmen fehlen, und somit das bequemste Mittel zur Abgrenzung von Haut- und Darmepithel in Wegfall kommt, so beweisen doch schon die Kiemenwülste, die die ganze Außenseite der Kiemenbögen in Anspruch nehmen und eben so wie beim Stör in die Kiemenbildung vollständig aufgehen, dass diese eine ektodermale ist (Figg. 59—61). An jedem Kiemenwulst zeigt sich kurz vor dem Erscheinen der Kiemenfäden, also zuerst nur im mittleren Theil des Bogens eine stumpfe Längskante, und auf jeder Seite der letzteren eine nach innen vorgewölbte Epithelverdickung (Figg. 60, 61). Anfangs zieht der Aortenbogen noch ganz glatt unter den Epithelpolstern dahin; dann erscheint stellenweise ein Zipfel des Gefäßes, der gegen ein

Polster gerichtet ist und alsbald die Erhebung einer höckerförmigen Kiemenanlage zur Folge hat. Will man die Kiemenbildung erst mit diesen Höckern beginnen lassen, so geht die Gefäßbildung voraus; mit eben so viel oder noch größerem Recht kann man jedoch schon in der Epithelverdickung eine Vorbereitung zur Kiemenbildung erblicken.

Auch bei den Teleostiern alterniren die Kiemenfäden in den beiden Reihen jedes Bogens mit der Maßgabe, dass die Vorderreihen später entstehen und in der Entwicklung etwas zurückbleiben (Fig. 62). Dies tritt bei Salmo wenig hervor, sehr deutlich aber bei *Esox lucius* (Fig. 37). Jeder Kiemenfaden treibt nach oben und unten ebenfalls alternirende Seitenzweige, zuerst an seiner Wurzel und dann langsam distalwärts fortschreitend, so dass die dadurch entstehende Fiederkieme einige Zeit ein glattes Ende, den Rest des einfachen Fadens behält. Beim Lachs ist dieses Bild weniger prägnant, weil dort die Kiemenfäden dick und die Seitenzweige kurz sind und sehr früh vorrücken (Fig. 36). Bei *Esox* fand ich wenigstens die Endfäden lang (Fig. 37), die auffälligsten derartigen Kiemen dagegen bei *Cobitis* (Fig. 38), worüber ich schon vor Jahren berichtete (15). Die langen dünnen Endfäden, die bei den jungen Fischen noch bis an den Rand des fertigen Kiemendeckels reichen, sind natürlich die vollkommenen Homologa der »äußeren Kiemen« der Selachierembryonen.

Die Verwandlung der Fiederkieme in ein Kiemenblättchen erfolgt bei *Salmo* viel früher als bei *Esox* und *Cobitis*, und zwar in derselben Weise wie bei den Cyclostomen, Selachiern und Ganoiden. Das Stämmchen der Fiederkieme oder der ursprüngliche Faden verbreitert sich rechtwinkelig zu den Seitenzweigen und zieht dabei diese letzteren zu queren Leisten oder Rippen aus. Am Innenrande jedes Kiemenblättchens entwickelt sich ein glattes Knorpelstäbchen, ebenfalls Kiemenstrahl genannt, obgleich eine Homologie mit den septalen Strahlen der Selachierkieme eben so wie bei den Ganoiden ausgeschlossen ist (Fig. 63).

Die Kiemengefäße von *Salmo salar* entwickeln sich im Allgemeinen so wie beim Stör, zeigen aber einige interessante Abweichungen. — Weder der Kieferbogen noch der Hyoidbogen des Lachses enthält zu irgend einer Zeit einen vollständigen Aortenbogen, wie ich es bezüglich des Kieferbogens schon vor langer Zeit in Bestätigung Vogt's angegeben habe, und Dohrn neuerdings anerkannt hat (8, p. 166). Der erste Ast des Arterienstammes verläuft im vorderen Theil des Hyoidbogens zwar so wie der hyoidale Aortenbogen des Störs, biegt aber im Niveau der Pseudobranchie nach vorn um, umgreift das Hyomandibulare und zieht längs der Anlage jener Kieme nach vorn und innen, um in die vorderen Ausläufer der Aorta oder die innere Carotis zu münden (Figg. 35, 60, 69). Dieser letztere Verlauf unseres Gefäßes entspricht also vollkommen der dorsalen Hälfte des ersten Aortenbogens von *Acipenser*, und die Verbindung mit dem hyoidalen Gefäßstamme der gleichen Anastomose zwischen den beiden ersten Aortenbögen des Störs (vgl. Figg. 68, 69). Da die untere Hälfte des ersten Aortenbogens beim Stör eben so wie bei den Selachiern bald schwindet, so darf angenommen werden, dass das vollständige Fehlen dieses rudimentären Gefäßstückes bei *Salmo* nur das Endstadium seiner allgemeinen Rückbildung ist, die sich durch die Rückbildung der zugehörigen Kieme leicht erklärt. *Salmo* besitzt also in seinem Kieferbogen denselben halben (oberen) Aortenbogen mit dem Anschluss an den hyoidalen Aortenbogen wie die vorgeschrittenen Embryonen des Störs.

Die Sonderung der Gefäße in der Pseudobranchie des Lachses geht anders vor sich als in seinen Kiemenbögen und entspricht vielmehr der Gefäßbildung an der Spritzlochkieme der Selachier und daher wahrscheinlich auch des Störs, wo ich sie nicht habe verfolgen können. Das der Pseudobranchie anliegende Stück des ersten Aortenbogens des Lachses wird zur Arterie; die Vene entsteht nachträglich und etwas unterhalb der Arterie, entspringt aus ihr mit zwei sie umgreifenden Wurzeln, oberhalb der Kieme, und erreicht sie wieder dicht vor ihrer Mündung in die Carotis (Fig. 35). Nachdem diese Vene sich an ihrem Ursprung abgelöst hat, atrophirt das Stück des Aortenbogens zwischen der Pseudobranchie und der Einmündung der Vene (Fig. 71). Die Anlage der Venenzweige in den Kiemenfäden der Pseudobranchie sind Anfangs ohne Zusammenhang mit den Stammgefäßen.

Der hyoidale Aortenbogen von *Salmo* unterscheidet sich von der Hyoidvene des Störs dadurch, dass er bei der Abwesenheit einer hyoidalen oder Kiemendeckelkieme überhaupt kein Kiemengefäß ist und über seiner Anastomose zur Pseudobranchie keine dorsale Fortsetzung hat, die offenbar zugleich mit jener Kieme schwand (Figg. 68 bis 71). Er ist also ebenfalls von Anfang an nur ein halber (unterer) Aortenbogen. Doch bildet sich im hinteren Abschnitt des Hyoidbogens von *Salmo* ein zweites Gefäß, das sich mit beiden Enden des eigentlichen Aortenbogens verbindet, jedoch zu Ende der Embryonalzeit wieder vergeht. Dieses rudimentäre Gefäß kann nach seiner Lage nur mit der Hyoidarterie des Störs verglichen werden und bestätigt das Vorhandensein einer Kiemendeckelkieme bei den Vorfahren der heutigen Teleostier, nach deren Schwund es eben rudimentär wurde. Der gekürzte hyoidale Aortenbogen von *Salmo*, das Homologon einer Hyoidvene (s. o.), entging aber demselben Schicksal aus derselben Ursache wohl nur desswegen, weil er außer seinem Zusammenhange mit der Arterie der Pseudobranchie noch in eine andere Verbindung tritt. Ich kann nämlich MAURER (22) und DOHRN (8) darin bestätigen, dass jener hyoidale Aortenbogen von *Salmo* seinen Zusammenhang mit dem Arterienstamm aufgiebt und dafür sich mit dem unteren Ende der ersten Kiemenvene (ersten Kiemenbogen) verbindet (Fig. 71). Natürlich erhält die Pseudobranchie alsdann nur arterielles Kiemenblut und kann nur noch als rudimentäre Kieme gelten, deren zuführendes Gefäß merkwürdigerweise aus Abschnitten zweier Aortenbögen besteht, die an einen dritten angeschlossen sind.

Die ältesten meiner Störembryonen waren noch nicht so weit entwickelt wie die eben erwähnten Lachsembryonen; da jedoch im erwachsenen Stör dieselbe Verbindung der hyoidalen und der nächstfolgenden Kiemenvene besteht wie die eben vom Lachs beschriebene (MÜLLER, 23, p. 61), so stimmen beide Repräsentanten der Ganoiden und der Knochenfische, dieser zwei Hauptgruppen der Teleostomen in der Gefäßentwicklung des Kiefer- und des Hyoidbogens wesentlich überein, indem die Verschiedenheiten nur auf Rückbildungen zurückzuführen sind, die mit dem Schwund der Kiemendeckelkieme bei den Knochenfischen im Zusammenhange stehen.

Dagegen sind die Gefäße der Kiemenbögen nach Ursprung und weiterer Entwicklung in beiden Gruppen ganz gleich. Die Seitenzweige, die von den Aortenbögen aus in die eben entstehenden Kiemen eindringen, nehmen den Außenrand des Kiemenfadens oder Kiemenblättchens ein, biegen an seiner Spitze in seinen Innenrand um und ergießen sich dann aus beiden Kiemenreihen gemeinsam in ein Gefäß, das distal vom Aortenbogen und ihm parallel zwischen den Basen beider Kiemenreihen verläuft und wie beim Stör aus einzelnen Stücken entsteht, die durch unregelmäßige und vergängliche Anastomosen mit dem Aortenbogen zusammenhängen können (Figg. 62, 63, 70, 71). An seinem unteren Ende ist dieses Gefäß mit der Wurzel des Aortenbogens verbunden. Bald nach seiner Entstehung vergrößert es sich so sehr, dass es zur direkten Fortsetzung der Aortenbogenwurzel wird, während der Übergang der letzteren in den aufsteigenden

Aortenbogen in demselben Maße dünner und zuletzt unterbrochen wird (Fig. 71). Auf diese Weise verwandeln sich die Aortenbögen der Kiemenbögen von *Salmo* gerade so wie beim Stör in die Kiemenvenen, und die sekundär und distal davon entstehenden Äste der Aortenbogenwurzeln in die Kiemenarterien.

Durch diese Übereinstimmung in der Entwicklung ihrer Kiemengefäße stehen der Stör und der Lachs als Vertreter der Hauptgruppen der Teleostomen gemeinsam im Gegensatz zu den Selachiern (Figg. 64—72). Im Kieferbogen liegt allerdings eine allseitige Homologie vor: überall schwindet die untere Hälfte des ersten Aortenbogens und wird durch eine Anastomose mit einem hyoidalen Gefäß ersetzt. Aber schon mit dem Ursprung dieses letzteren beginnen die grundsätzlichen Verschiedenheiten, die darauf hinauslaufen, dass Kiemenarterien und Kiemenvenen der Teleostomen und der Selachier einen entgegengesetzten Ursprung haben und somit nicht homolog sind. Das hyoidale Gefäß, aus dem jene Anastomose entspringt, ist allerdings bei den Selachiern eben so wie beim Stör eine Kiemenvene und beim Lachs wenigstens ein Homologon der Hyoidvene des Störs; aber bei den Selachiern entsteht diese Vene sekundär und proximal vom Aortenbogen, der sich in die Kiemenarterie verwandelt, beim Stör und Lachs wird dagegen umgekehrt der hyoidale Aortenbogen zur Vene und die zugehörige Arterie entwickelt sich nachträglich und distal von jener. Und genau dasselbe wiederholt sich, wie ich bereits im Einzelnen beschrieb, an allen Kiemenbögen: durchweg sind die Kiemenarterien der Selachier nur den Kiemenvenen der Teleostomen homolog (Fig. 72).

Gewiss kann man sich vorstellen, dass der eine dieser beiden Typen der Kiemengefäßbildung irgendwie aus dem anderen hervorging, und da die Selachier darin mit den Cyclostomen übereinstimmen, also ursprünglicher erscheinen, die Kiemengefäßbildung der Teleostomen trotz aller Verschiedenheit von derjenigen der Selachier abzuleiten wäre. Ich habe aber dafür keinen Anhaltspunkt gefunden, so dass der geschilderte Gegensatz der beiden Typen thatsächlich unvermittelt bestehen bleibt, wofür ich auf die weiter unten folgende Erklärung verweise.

Vergleichung der Kiemen der Cyclostomen, Selachier und Teleostomen.

Die Übereinstimmung in der Bildung des Kiemenapparates der Teleostomen ist in so fern eine grundsätzliche, als die besprochenen Unterschiede zwischen dem Stör und den Knochenfischen — Fehlen des Spritzlochs und der Kiemendeckelkieme bei den letzteren — sich auch unter den Ganoiden selbst wiederholen[1], also als untergeordnete zu bezeichnen sind. Wenn man sich auf die äußeren, anatomischen Merkmale dieses Kiemenapparates beschränkt, so können sie in folgenden Punkten zusammengefasst werden. 1) Entodermale oder Darmkiemen kommen nur in der ersten Kiementasche, und nur als rudimentäre Organe vor (Spritzlochkieme, Pseudobranchie), der Hyoidbogen und die Kiemenbögen tragen dagegen nur ektodermale oder Hautkiemen als die einzigen wirklichen Athemorgane; 2) diese Hautkiemen werden von einem großen hyoidalen Kiemendeckel geschützt, während ein solcher an den Kiemenbögen nicht zur Entwicklung kommt.

Das unter 1) Gesagte gilt auch für die Selachier, dagegen unterscheiden sie sich in den Schutzvorrichtungen der Hautkiemen, indem der Hyoidbogen und die Kiemenbögen lauter gleiche Kiemendeckel tragen, die sich zu Kiemensäcken verbinden.

Aber auch diesen Unterschied glaubte man bisher durch die Annahme überbrücken zu können, dass der Kiemenapparat der Teleostomen aus einer Reihe von Kiemensäcken, gleich denen der Selachier, hervorgegangen und geradezu von den letzteren abzuleiten sei (p. 535), indem sie sich an den Kiemenbögen allmählich bis auf die »rudimentären Septen« zurückbildeten, der hyoidale Kiemendeckel aber zum Ersatz der geschwundenen Kiemensäcke sich über die ganze Kiemenregion ausbreitete.

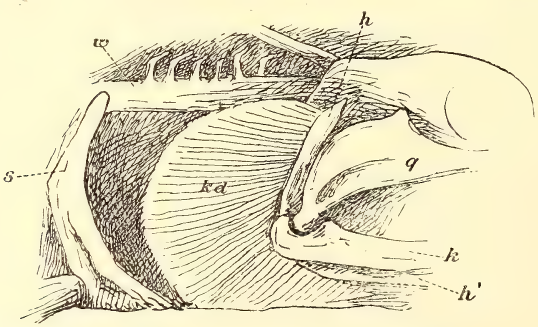
Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen. Vor Allem sind jene rudimentären Septen der Teleostomen von dem Vergleich mit den Septen und Kiemendeckeln der Selachier auszuschließen; denn sie bestehen nur in nachträglichen Verwachsungen der an einander stoßenden Kiemenblättchen, während die genannten Theile der Selachier selbständige und den Kiemen vorausgehende Bildungen sind. Die einzigen Homologa der letzteren bei den Teleostomen sind deren Kiemenwülste, die jedoch nur am Hyoidbogen zu einem Kiemendeckel auswachsen, an den Kiemenbögen dagegen in die gemeinsame Basis beider Kiemenreihen aufgehen, ohne sich zu Septen etc. zu entwickeln. Es fehlt also an jedem direkten Anhaltspunkt dafür, dass die Kiemenwülste die letzten Reste einstiger Kiemensäcke sind, und die angegebene Hypothese ließe sich daher nur unter der Voraussetzung aufrecht erhalten, dass die Kiemensäcke der Selachier zu ihren ältesten Bildungen gehören und daher wahrscheinlich auch den Vorfahren der Teleostomen zukamen. Diese Voraussetzung halte ich jedoch nicht für zutreffend.

---

[1] *Lepidosteus* hat kein Spritzloch, *Scaphirhynchus* und *Amia* entbehren Spritzloch und Spritzlochkieme, *Polyodon* fehlt die Kiemendeckelkieme und *Polypterus* sowohl diese wie die Spritzlochkieme (24, p. 19).

Erstens fehlen diese Kiemensäcke der wahrscheinlich ältesten lebenden Selachierform, dem *Chlamydoselachus anguineus* Garm. (11), dessen sämmtliche Kiemendeckel, wie ich an einem mir vorliegenden jungen Exemplar sehe, in ihrer ganzen Höhe frei bleiben, so dass statt der geschlossenen Kiemensäcke nach außen weit offene Kiemenfächer bestehen, gerade so wie sie in der Entwicklung anderer Haie der Bildung der Säcke vorausgehen. Auch entbehren die schwach entwickelten Kiemendeckel die Ektobranchialia. Es fehlt jeder Anlass, diesen Zustand durch eine Rückbildung früher vorhanden gewesener Kiemensäcke zu erklären, wogegen zahlreiche andere Merkmale einer sehr alten Organisation desselben *Chlamydoselachus*, insbesondere der Besitz von sechs Kiemenbögen auch seinen übrigen Kiemenapparat als einen ursprünglichen erscheinen lassen. Bemerkenswerth ist ferner, dass gerade der hyoidale Kiemendeckel von *Chlamydoselachus* sich durch seine Ausdehnung bis an den Nacken und die Bauchseite und durch seine Breite auszeichnet.

Zweitens wäre hier noch des fossilen *Pleuracanthus* zu gedenken, einer ebenfalls sehr alten Selachierform, deren Kiemenapparat glücklicherweise ziemlich gut bekannt ist. Es steht fest, dass der Hyoidbogen von *Pleuracanthus* zahlreiche und lange Strahlen trug, während die Kiemenbögen nur mit spärlichen kleinen Strahlen besetzt waren (Döderlein, Koken). Welche Ausdehnung der von jenen Strahlen gestützte hyoidale Kiemendeckel von *Pleuracanthus* hatte, mag man daraus ersehen, dass nach einem Stück des hiesigen geologischen Institutes (Textfigur), mit ausgezeichneter Erhaltung der fraglichen Theile, die genannten Strahlen den bei Weitem größten Theil des Zwischenraumes zwischen dem Hyoidbogen und dem Schultergürtel überdecken, so



Pleuracanthus decheni, Kiemengegend. *h,* Hyomandibulare; *h',* Hyoideum; *q,* Quadratopalatum; *k,* Unterkiefer; *kd,* Kiemendeckelstrahlen; *w,* Wirbelsäule; *s,* Schultergürtel.

dass der hyoidale Kiemendeckel von *Pleuracanthus* ähnlich wie derjenige der Teleostomen den ganzen übrigen Kiemenapparat verdeckt haben wird. Unter einem solchen Kiemendeckel wären aber Kiemensäcke nicht nur als Schutzvorrichtungen überflüssig, sondern wahrscheinlich sogar für die Kiemenathmung nachtheilig gewesen, sowie sie bei den Holocephalen unter dem hyoidalen Kiemendeckel fehlen, obgleich diese Fische unzweifelhaft Verwandte der Selachier sind. Es ist daher anzunehmen, dass *Pleuracanthus* eben so wenig wie *Chlamydoselachus* Kiemensäcke besaß, aber durch seine viel größeren hyoidalen Kiemendeckel sich noch mehr als *Chlamydoselachus* von den meisten recenten Selachiern entfernte. Dass dies durch eine Rückbildung des typischen Kiemenapparates der recenten Selachier erreicht sein könne, ist bei einer so alten Form wie *Pleuracanthus* eben so unwahrscheinlich wie bei *Chlamydoselachus*.

Die ältesten uns bekannten Kiemenapparate der Selachier bestanden also nicht aus Kiemensäcken, sondern aus offenen Kiemenfächern mit schwächeren Kiemendeckeln an den Kiemenbögen und einem stärkeren oder selbst ganz großen hyoidalen Kiemendeckel, und die Kiemensäcke sind offenbar eine jüngere Bildung. Dadurch fällt auch die bezeichnete Voraussetzung für die Annahme, dass der Kiemenapparat der Teleostomen aus Kiemensäcken hervorgegangen sei, ja dass ihre ältesten mit Hautkiemen athmenden Vorfahren auch nur Kiemensepten besessen haben. Die Kiemensäcke bleiben eine Eigenthümlichkeit der Selachier, von der es keinen Übergang zum Kiemenapparat der Teleostomen giebt. Denn die Holocephalen können einen solchen Übergang allenfalls veranschaulichen, wenn er sonst schon feststände, aber ihn gegenwärtig um so weniger beweisen und wirklich darstellen, als ihr Kiemenapparat mit demjenigen von *Pleuracanthus* übereinstimmt und daher älter erscheint als die Kiemensäcke der übrigen recenten Selachier.

Abgesehen von diesem Unterschied bleiben die Kiemenapparate der Selachier und Teleostomen in den wesentlichsten Stücken homologe Bildungen mit den folgenden gemeinsamen Merkmalen: 1) in beiden Gruppen werden die entodermalen Kiementaschen zurückgebildet bis auf die gelegentlichen Reste der ersten Tasche und ihrer vorderen Kiemenreihe (Spritzloch, Spritzlochkieme, Pseudobranchie); 2) die ausschließlichen Athemorgane aller dieser Fische sind die Hautkiemen des Hyoidbogens und der Kiemenbögen, die durch verschiedene Kiemendeckelbildungen geschützt werden.

Im vollen Gegensatz dazu besitzen die Cyclostomen, wie wir sahen, gar keine Hautkiemen, sondern nur Darmkiemen in den vollständig erhaltenen primären Kiementaschen, die nichts zu thun haben mit den nachträglich entstehenden ektodermalen Kiemensäcken der Selachier. Diese Divergenz in der Bildung der Fischkiemen widerspricht also durchaus der bisher allgemein angenommenen und vertretenen Rathke'schen Auffassung von der Gleichwerthigkeit aller Fischkiemen, die sammt und sonders dem Entoderm entstammen sollten, und ferner von der Gleichwerthigkeit der Kiementaschen der Cyclostomen und der Kiemensäcke der Selachier. Die Darm- und die Hautkiemen, sowie die beiderlei Umhüllungen derselben (Kiementaschen, Kiemensäcke) sind vollkommen heterologe Bildungen[1]. Selbst die einzigen kenntlichen Reste von Kiementaschen und Darmkiemen bei den höheren Fischen (Spritzloch etc.) finden kein vollkommenes Homologon bei den Cyclostomen, da deren erste Kiementasche vollständig schwindet.

Es kann sich jetzt nur noch darum handeln, ob die Darmkiemen oder die Hautkiemen die ursprünglichen waren, und wie der Übergang von der älteren zur jüngeren Form zu denken ist. — Den Ausgangspunkt der Untersuchung bilden die entodermalen Kiementaschen, die bei allen Fischen in gleicher Form und Lage entstehen, aber nur bei den Cyclostomen zu Athmungsorganen entwickelt, bei den übrigen Fischen dagegen zurückgebildet werden. Da in diesen rudimentären Kiementaschen sogar Reste einer Darmkieme vorkommen (Spritzlochkieme, Pseudobranchie), so darf es als sicher gelten, dass sie einst vollkommen entwickelt waren und durchweg solche Darmkiemen mit normaler Funktion enthielten. Es athmeten also ursprünglich die Vorfahren aller besprochenen Fische durch Darmkiemen, und diese sind folglich die ältesten Athmungsorgane der Wirbelthiere. Sie erhielten sich nur bei den Cyclostomen, gingen aber während der Entstehung der übrigen Fische zu Grunde und wurden durch die jüngeren Hautkienmen ersetzt.

Gegen diese Annahme eines wirklichen Ersatzes der Darmkiemen durch Hautkiemen könnte allerdings der Einwand erhoben werden, dass die ursprünglichen Darmkiemen nach außen gerückt sein und sich endlich in Hautkiemen verwandelt haben konnten, so dass von einer Rückbildung gar nicht geredet werden könnte. Dohrn hat eine solche Möglichkeit für den Fall, dass einmal Darm- und Hautkiemen zum Vergleich kämen, näher zu begründen versucht, obgleich er selbst alle Fischkiemen für entodermale, also für unbedingt gleichwerthige Gebilde hält (4, p. 141). Er geht davon aus, dass bei der Kiemenbildung das Mesoderm mit den Blutgefäßen der wesentlichste Theil sei, der das benachbarte Epithel vor sich hertreibe und zu den Kiemenfäden ausstülpe, wobei der ektodermale oder entodermale Ursprung des Epithels gleichgültig sei. Für ihn ist ferner das primäre Gefäß jedes Kiemenbogens überall dasselbe, wenngleich es sich bei den Cyclostomen nach innen vom Skelettbogen, bei den übrigen Fischen nach außen von ihm verschiebe. Sobald nun die Darmkiemen ihren Platz am distalen Ende der Kiementaschen hätten, brauchte das Ektoderm nur einmal unmittelbar vor der Entstehung dieser Kiemen sich gegen die Kiementaschen und bis an jenen Platz vorzudrängen, um das kiemenbildende Gefäß und Mesoderm, die grundsätzlich dieselben wären wie früher, in den Bereich des Ektoderms gerathen und an Stelle der Darmkiemen Hautkiemen entstehen zu lassen. Im Anschluss an diese Darstellung deutet Dohrn die Möglichkeit an, beide Arten von Kiemen mit einander zu homologisiren.

---

[1] Allerdings könnte Angesichts der bloßen Analogie zwischen Darm- und Hautkiemen ihre Übereinstimmung in den Entwicklungsstufen der Kiemenfäden, Fiederkiemen und angewachsenen Kiemenblättchen sehr auffallend erscheinen, wenn wir nicht dieselben Kiemenformen auch bei Würmern, Krebsen und Mollusken anträfen, ohne darin mehr als eine Homoidie zu sehen.

Ich kann diese Auffassung nicht theilen, schon weil meine Beobachtungen über die Kiemenbildung ganz anders lauten. Oft, und namentlich wenn man die schon vorragenden Kiemenanlagen untersucht, kann man allerdings den Eindruck gewinnen, dass der Aortenbogen oder ein Kiemenzweig desselben die Vorragung veranlasse. Dagegen habe ich direkt beobachtet, dass die jüngsten Kiemenanlagen der Selachier ohne Betheiligung eines Gefäßes entstehen (p. 550), dass ferner die Entwicklung der Pseudobranchie und der Hautkiemen der Knochenfische durch Epithelwucherungen eingeleitet wird (p. 558), und dass endlich dort, wo die Wucherung des Mesoderms und die Ausstülpung des Epithels mit einer Kiemengefäßbildung an derselben Stelle zusammenfallen, diese Gefäßanlagen Anfangs nur in Mesenchymlücken bestehen, in denen man kaum die unmittelbare, mechanische Ursache für die Kiemenbildung erblicken kann. Alle diese Beobachtungen beweisen ganz klar, dass weder das Mesoderm, noch das Gefäß oder Epithel die einseitige Ursache der Kiemenbildung sein kann, sondern dass vielmehr eine gemeinsame, wenn auch nicht immer streng gleichzeitige Wucherung dieser drei Theile oder, was dasselbe ist, eine lokalisirte Wucherung des Kiemenbogens die Kiemen erzeugt. Dies wird noch augenfälliger, wenn man überlegt, dass in der Regel dieser Vorgang eigentlich schon mit dem Auftreten der inneren Kiementräger (Darmkiemen) oder der äußeren Kiemenwülste (Hautkiemen) beginnt, also gerade mit ganz unzweideutigen lokalisirenden Wucherungen des ganzen Kiemenbogens.

Danach wirkt also das Epithel schon bei der Vorbereitung der Kiemenbildung mindestens eben so viel mit wie das Mesoderm und die Gefäße, und zwar als Theil des bestimmten, sei es entodermalen oder ektodermalen Kiemenbogenabschnittes. Folglich kann von der Identität der Kieme ohne das identische Epithel gar nicht die Rede sein, und es ist eine unzulässige Vorstellung, dass bei der Kiemenbildung eines entodermalen Kiemenbogenabschnittes einmal das Ektoderm gewissermaßen zufällig untergeschoben werden, und so das identische Organ sich aus einem entodermalen (Darmkieme) in ein ektodermales (Hautkieme) verwandeln könnte. Darmkiemen und Hautkiemen sind eben nach den entgegengesetzten Lagebeziehungen des sie erzeugenden Substrates, nämlich der dem Darm angehörenden und daher entodermalen Innenseite und der an der Körperoberfläche liegenden und daher ektodermalen Außenseite des Kiemenbogens, durchaus heterologe Organe. Daran wird nichts geändert durch die Thatsache, dass die beiden Kiemenarten nach Bau und Funktion übereinstimmen, und dass selbst für ihr heterogenes Epithel eine qualitative Differenz nicht nachweisbar ist. Dagegen ist die festgestellte Heterologie beider Kiemenarten keineswegs bloß von theoretischer Bedeutung, da ihre Entstehung und ihr Wechsel unzweifelhaft mit der besonderen und wechselnden Lebensweise ihrer Träger in innigstem Zusammenhange stand und steht. Als daher die meisten Nachkommen der Urfische, die nur durch Darmkiemen athmeten, statt dessen Hautkiemen erhielten, können jene Darmkiemen nicht einfach nach außen vorgerückt sein, sondern müssen wirklich zurückgebildet und die Hautkiemen als ganz neue und den ersteren nicht homologe Organe entstanden sein, was eben eine sehr eingreifende Veränderung der Organisation bedeutet und die Kluft zwischen den Cyclostomen und den übrigen Fischen vertieft.

Wie dieser Wechsel im Besonderen vor sich ging, lässt sich natürlich nur in wenigen Punkten andeuten. Wahrscheinlich begann mit der allmählichen Veränderung der Lebensweise auch die Rückbildung der Darmkiemen; dies konnte aber sicherlich nicht geschehen, ohne dass eine entwicklungsfähige Anlage der sie ersetzenden Hautkiemen vorhanden war. Auch ist es höchst unwahrscheinlich, dass eine solche Anlage erst dann erschien, als sie nothwendig war; es ist vielmehr daran zu denken, dass irgend ein schon früher auf der Außenseite der Kiemenbögen vorhandenes und irgendwie entbehrlich werdendes Organ sich unter Funktionswechsel in die Hautkiemen verwandelte. Um dies zu illustriren und ohne damit eine bestimmte Hypothese aufstellen zu wollen, erinnere ich an den von mir beschriebenen Reusenapparat der Neunaugen, dessen Lage und Bildung ihn zu Hautkiemen geeignet machen, sowie er andererseits als Hilfsapparat der Darmkiemen entbehrlich erscheint, sobald diese eine Rückbildung erfahren. Es ist daher sehr wohl denkbar, dass die Vorfahren der übrigen Fische eine ähnliche Einrichtung besaßen, von der die Entwicklung der Hautkiemen ausgehen konnte. Unter allen Umständen mussten in der Übergangszeit beiderlei Kiemen, die einen in Rückbildung, die anderen in Fortbildung begriffen, neben einander bestanden haben.

Ganz anders wie mit den eigentlichen Kiemen verhält es sich mit den Gefäßen und dem Skelett des Kiemenapparates. Die absteigenden Skelettspangen und die Aortenbögen erscheinen als mesodermale Innenbildungen der Kiemenbögen gleicherweise geeignet, zu Hautkiemen wie zu Darmkiemen in Beziehung zu treten; auf der anderen Seite veranlasst ihre wechselnde Lage — bei den Cyclostomen liegt der Aortenbogen einwärts von der Skelettspange, bei den übrigen Fischen auswärts von ihr — die Überlegung, ob einer dieser Theile eben so wie die Kiemen gewechselt haben dürfte.

Die Lage der Aortenbögen ist ganz naturgemäß durch die Lage der Kiemen bestimmt, die sie mit Gefäßen versorgen; es ist daher verständlich, dass sie bei den Cyclostomen mehr am Innenrande des Kiemenbogens erscheinen. Bei den Selachiern nehmen sie Anfangs dieselbe Lage ein und wandern erst in dem Maße, als die Außenseite der Kiemenbögen sich stark vorwölbt, nach außen in die Nähe der Stelle, wo die hintere Kiemenreihe entstehen soll. Dies scheint mir zu beweisen, dass diese Aortenbögen ursprünglich innere waren, und wie bei den Cyclostomen proximal von den Skelettspangen lagen, um sich dann sekundär den neuen Hautkiemen anzupassen und eine Lageveränderung einzugehen. Eine Bestätigung dessen sehe ich darin, dass der erste Aortenbogen der Selachier, der den Kieferbogen durchzieht und die Darmkieme des Spritzloches versorgt, seine ursprüngliche innere Lage unverändert behält und, eben so wie die Aortenbögen an den Hautkiemen, Arterienzweige entsendet. Nach Allem dürfte also an der Homologie der Aortenbögen der Cyclostomen und der Selachier nicht zu zweifeln sein.

Wesentlich anders stellen sich die Befunde bei den Teleostomen dar. Das bei ihnen erhaltene obere Stück des ersten Aortenbogens verhält sich allerdings als Stammgefäß einer Darmkieme eben so wie das homologe Gefäß der Selachier, indem es proximal vom Kieferskelett liegt und sich in eine Arterie verwandelt (Figg. 66, 71); es kann daher sammt seiner Kieme als Erbtheil von den enterobranchialen Vorfahren dieser Fische gelten. Die übrigen Aortenbögen der Teleostomen unterscheiden sich aber in ganz auffallender Weise von allen Aortenbögen der Selachier. Nichts deutet darauf hin, dass sie einst proximal vor den Skelettbögen lagen, wogegen ihre weitere Umbildung ganz entgegengesetzt verläuft wie an den Aortenbögen der Selachier (Fig. 72). Während diese letzteren das Kiemengefäßsystem in derselben Weise herstellen, wie es bei den Cyclostomen geschieht, vollzieht sich die entsprechende Entwicklung in den kiemenbildenden Bögen der Teleostomen gerade umgekehrt: der Aortenbogen wird statt zur Arterie zur Vene und entsendet seine Zweige in den Außenrand der Kiemenblättchen statt in ihren Innenrand, worauf sie nicht in eine proximale Vene (Cyclostomen, Selachier), sondern in eine distale Arterie zurückkehren.

Dies bedeutet eine so eingreifende Abänderung des ursprünglichen Kiemengefäßsystems bei den Teleostomen, dass sie ohne eine entsprechende Änderung des übrigen Kiemenapparates gar nicht zu verstehen wäre; so wie die viel geringere Verschiedenheit in den hyoidalen Gefäßen des Störs und der Knochenfische nur durch die Rückbildung der Kiemendeckelkieme bei den letzteren genügend motivirt erscheint. Will man also an der Homologie der sämmtlichen Aortenbögen aller Fische und somit daran festhalten, dass ihre abweichende Entwicklung bei den Teleostomen erst nachträglich eintrat, so muss entweder ein evidenter Grund dafür aufgedeckt werden, oder in Ermangelung dessen jene Homologie auf anderem Wege sichergestellt sein. Für Beides versagt aber die Beobachtung. Denn die von beiden heterogenen Gefäßsystemen versorgten Hautkiemen sind in ihrer übrigen Bildung und ihren Lagebeziehungen bei allen Fischen so gleich, dass bei den Teleostomen kein Anhaltspunkt für eine nachträgliche Veränderung ihrer Kiemengefäße zu finden ist; eben so wenig ist die fragliche Homologie von zwingenden Gründen gestützt, da sie bisher nur desshalb natürlich erschien und unwidersprochen blieb, weil die genannten Verschiedenheiten der Aortenbögen noch nicht bekannt waren. Unter diesen Umständen ist es gerechtfertigt, ohne eine solche Voraussetzung nach einer Erklärung für die Sonderstellung der Teleostomen zu suchen, die sich denn auch in der hier dargestellten Entwicklungsgeschichte des Kiemenapparates darbietet.

Die einzige nachweisbare Veranlassung zur Abänderung der Kiemengefäße der Fische ist der Übergang von der Darmkiemenathmung zur Hautkiemenathmung. Bis zur vollständigen Herstellung der Hautkiemen mussten, wie gesagt, die älteren Darmkiemen, wenn auch vielleicht in unvollkommener Weise weiter fungiren, also auch ihre ursprünglichen Gefäße behalten, während die neuen Hautkiemen das nöthige Blut auf verschiedenem Wege beziehen konnten. Erhielten sie Zweige von den alten Aortenbögen und übernahmen diese ganz, nachdem die Darmkiemen verschwunden waren, so konnte an jenen Bögen eine Änderung nicht eintreten; denn da sie für die Darmkiemen bis zuletzt Arterien blieben, so konnten sie auch den Hautkiemen nur Arterienzweige zuschicken und mussten selbst Arterienstämme bleiben. Dies fand offenbar bei den zu den Selachiern führenden Hautkiemern statt, deren arterielle Aortenbögen sowohl an den Darmkiemen des Spritzlochs wie an den Hautkiemen der übrigen Bögen die ursprünglichen blieben. Natürlich können die venösen Aortenbögen der Teleostomen nicht eben so entstanden, d. h. mit den arteriellen Aortenbögen der Darmkiemen nicht identisch sein; wohl aber ist ihre Entstehung in der Weise möglich, dass die in Entwicklung begriffenen Hautkiemen ihr Blut nicht aus dem aufsteigenden ursprünglichen Aortenbogen, sondern durch einen aus seiner Wurzel entspringenden und distal von ihm verlaufenden Gefäßstamm erhielten. Dieser neue Aortenbogen war alsdann vom ursprünglichen ganz unabhängig und konnte sich weiterhin genau so entwickeln, d. h. zur Kiemenvene werden, wie es bei den gegenwärtigen Teleostomen zu sehen ist. In diesem Fall gingen natürlich die früheren Aortenbögen der Darmkiemen mit diesen selbst zu Grunde.

Aus dieser, wie mir scheint, einzig möglichen Erklärung der Verschiedenheit in den zweierlei Kiemengefäßsystemen der Fische ergiebt sich der Schluss, dass die zu Hautkiemen gehörenden Aortenbögen der Selachier und der Teleostomen nicht homolog sind, und dass diese Divergenz ihrer Kiemenapparate nicht erst nachträglich entstand, sondern von Anfang an bestand. Dies bedeutet natürlich auch die ursprüngliche Divergenz der Selachier und der Teleostomen überhaupt.

Das Kiemenskelett hat von allen Theilen des Kiemenapparates sich in so fern am wenigsten verändert, als die absteigenden Skelettspangen der Kiemenbögen durch die ganze Reihe der Fische dieselben geblieben sind. Sie verlassen auch ihre ursprüngliche Lage mitten im Kiemenbogen im Grunde genommen nicht, da nur die proximal oder distal von ihnen befindlichen Theile sich verändern und dadurch die scheinbaren Lageveränderungen der Kiemenspangen herbeiführen. So gerathen sie bei den Cyclostomen nur durch die Entwicklung der Kiementräger mehr nach außen, bei den Dermatobranchiern dagegen ganz nach innen, in Folge der Entwicklung der äußeren Kiemenwülste und der völligen Rückbildung der Innenhälften der Kiemenbögen. Ihre wechselnde Lagebeziehung zu den Aortenbögen ist aber durch die Entwicklung der letzteren während des Kiemenwechsels genügend erklärt: der proximal von der Skelettspange gelegene Aortenbogen der Darmkiemer (Cyclostomen) wandert entweder während jenes Wechsels nach außen (Selachier) oder er wird durch einen neuen äußeren Aortenbogen ersetzt (Teleostomen). Durch diese Erklärung der verschiedenen Lage der Aortenbögen erledigen sich alle auf diese Lage gestützten Einwürfe gegen die Homologisirung aller Kiemenspangen. KUPFFER's Annahme, dass das Kiemenskelett der Cyclostomen aus dem Ektoderm herstamme, und daher mit dem Kiemenskelett anderer Fische nicht vergleichbar sei, kann ich nicht bestätigen.

Die septalen und einreihigen Kiemenstrahlen der Selachier und die eben so genannten Stützknorpel in den einzelnen Kiemenblättern der Teleostomen sind natürlich keine gleichwerthigen Theile und in den beiden divergenten Reihen der Dermatobranchier unabhängig von einander entstanden. Die Cyclostomen können keine Homologa der Kiemenstrahler besitzen, weil ihnen Hautkiemen und Septen fehlen.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchung sind folgende:

1) Die ersten Anlagen des Kiemenapparates sind bei allen Fischen dieselben, nämlich die entodermalen Kiementaschen mit den zwischenliegenden Kiemenbögen und den sie stützenden absteigenden Skelettspangen. Als Stammgefäße der Kiemenbögen sind ebenfalls überall Aortenbögen vorhanden, die jedoch nicht sämmtlich homolog sind (s. u.).

2) Zuerst entstanden Darmkiemen in den Kiementaschen (Enterobranchier), erhielten sich aber nur bei den Cyclostomen und bildeten sich bei den übrigen uns bekannten Fischen nebst den ganzen Taschen zurück, um durch die an der Außenseite der Kiemenbögen neugebildeten Hautkiemen ersetzt zu werden (Dermatobranchier). Darmkiemen und Hautkiemen sind also nur analoge, nicht homologe Bildungen. Spritzlochkieme und Pseudobranchie sind Rudimente einer Darmkieme der ersten Kiementasche.

3) Die inneren Aortenbögen der Enterobranchier haben sich als Kiemenarterien außer bei den Cyclostomen noch erhalten in den Kieferbögen mit rudimentären Darmkiemen aller Fische, ferner in den Hyoid- und Kiemenbögen der Selachier; in denselben Visceralbögen der Teleostomen wurden sie durch neue und venös werdende Aortenbögen (Kiemenvenen) ersetzt, die bereits während des Kiemenwechsels entstanden. Zu den Aortenbögen der Selachier gesellen sich proximale Kiemenvenen, zu den Aortenbögen der Teleostomen distale Kiemenarterien.

4) Die Schutzvorrichtungen für die Hautkiemen bestehen in plattenförmigen Auswüchsen der Außenseite der Hyoid- und Kiemenbögen, die theils als Septen die mit ihnen verwachsenen Kiemen tragen und theils als freie Kiemendeckel über sie hinausragen. Die Kiemendeckel der meisten recenten Selachier verbinden sich zu den Kiemensäcken, die jedoch den bekannten älteren Selachiern (*Chlamydoselachus*, *Pleuracanthus*) fehlen, daher relativ junge Bildungen sind und mit den Kiementaschen der Cyclostomen nichts gemein haben. — Die Teleostomen besitzen nur große hyoidale Kiemendeckel, an den Kiemenbögen aber nicht einmal Septen; ihre angeblichen rudimentären Septen sind nur unmittelbare Verwachsungen der Kiemenblättchen und keineswegs von den Kiemensäcken der Selachier abzuleiten.

5) Nach den Befunden der Kiemenbildung sind die Cyclostomen die Vertreter des ältesten Typus der Fische, nämlich der Enterobranchier; die von letzteren abstammenden Dermatobranchier divergirten von Anfang an mindestens in den zwei Richtungen, die zu den gegenwärtigen Selachiern und den Teleostomen führten.

6) Im Kiemendarm der Ammocoeten findet sich ein weiteres Zeugnis für das angegebene hohe Alter der Cyclostomen. Denn unter allen Fischen haben nur die Ammocoeten die rinnenförmige Anlage der Schilddrüse, ihre Verbindung mit seitlichen Wimperrinnen und ihre Funktion, die mikroskopischen Nahrungstheilchen in einen

Schleimballen einzubetten (p. 542), also die unverkennbaren Merkmale einer echten Hypobranchialrinne der Tunikaten und Leptokardier beibehalten.

Straßburg i. E., im December 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie, übersetzt von VETTER. 1881.
2. VAN BENEDEN et JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. Biol. Tome VI.
3. CLEMENS, Die äußeren Kiemen der Wirbelthiere. Anatom. Hefte. I. Abth. V. Bd.
4. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
5. —— Studien zur Urgeschichte etc. V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei Petromyzon planeri. Ebenda.
6. —— Studien zur Urgeschichte etc. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Ebenda. Bd. VI. 1886.
7. —— Studien zur Urgeschichte etc. VIII. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunikaten. Ebenda.
8. —— Studien zur Urgeschichte etc. XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkiemen der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Ebenda. Bd. VII. 1887.
9. —— Studien zur Urgeschichte etc. XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunikaten. Ebenda.
10. —— Studien zur Urgeschichte etc. XIII. Über Nerven und Gefäße bei Ammocoetes und Petromyzon planeri. Ebenda.
11. GARMAN, Chlamydoselachus anguineus Garm. Bull. Mus. Comp. Zoology Cambridge. Vol. XII. 1885—1886.
12. GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1870.
13. —— Grundriss der vergleichenden Anatomie. 1878.
14. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
15. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierkieme. Zool. Anz. I. 1878.
16. GÜNTHER, Handbuch der Ichthyologie, übersetzt von v. HAYEK. 1886.
17. HUXLEY, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, übersetzt von RATZEL. 1873.
18. JAECKEL, Über die Organisation der Pleuracanthiden. Sitzungsber. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin. 1895.
19. KOKEN, Über Pleuracanthus Ag. Ebenda. 1889.
20. KUPFFER, Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandl. Anat. Gesellsch. 9. Versammlung.

21. Maurer, Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchie der Knochenfische. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX. 1884.
22. —— Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbögen bei Teleostiern. Ebenda. Bd. XIV. 1888.
23. J. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Über das Gefäßsystem. Abhandl. Akad. Wissensch. Berlin. 1841.
24. —— Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Ebenda. 1846.
25. W. Müller, Über die Hypobranchialrinne der Tunikaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Jen. naturwissensch. Zeitschr. Bd. VII. 1873.
26. Fr. Müller, Über die Entwicklung und morphologische Bedeutung der »Pseudobranchie« und ihre Umgebung bei Lepidosteus osseus. Archiv mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
27. Rathke, Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (Ammocoetes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon planeri). Neueste Schriften der Naturf. Gesellsch. Danzig. Bd. II. 1827.
28. —— Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. 1832.
29. Salensky, Entwicklungsgeschichte des Sterlet (Acipenser ruthenus). Arb. Ges. Naturf. Kasan. Bd. VII. 1878.
30. Schaffer, Über das Epithel des Kiemendarmes von Ammocoetes nebst Bemerkungen über intraepitheliale Drüsen. Archiv mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
31. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1879.
32. Shipley, On some Points in the Development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. XXVII. 1888.
33. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1854.
34. Steinmann u. Döderlein, Elemente der Paläontologie. 1890.
35. Vogt, Embryologie des Salmones (Agassiz, Hist. nat. des Poissons d'eau douce de l'Europe centrale). 1842.
36. Wiedersheim, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Zeichen:

a, Aorta;
ab, Aortenbogen;
as, Arterienstamm;
c, Hirn;
ch, Chorda;
d, Kiemendeckel;
e, Umschlagswinkel der Gaumensegel;
f, Querfalte;
f', Längsfalte des Kiemendarmbodens;
g, Anastomose zwischen den Gefäßen des Kiefer- und des Hyoidbogens (ausgenommen Fig. 31);
gs, Gaumensegel;
h, Hyoidbogen;
h', sekundärer Hyoidbogen;
i, Lücke im Mesoderm;
k, Kiemenfäden;
k', Fiederkieme;

k'', Kiemenblättchen;
ka, Kiemenarterie, Arterienzweige;
kb, Kiemenbogen;
kb', Kiemenbogenplatte;
kd, Kiemendarm;
kf, Kieferbogen;
kk, Kiemenspange;
ksp, Kiemenspalte;
kt, Kiementasche;
kv, Kiemenvene, Kiemenvenenzweige;
kw, Kiemenwulst;
m, Verschlussmembran der Kiementaschen;
mb, Mundbucht, Mundhöhle;
ms, Muskel;
n, Nerv;
r, der den Kiemenspalt überdeckende Hinterrand der Kiemenbogenplatte;
s, Kiemenseptum;
sd, Schilddrüse;
sp, Spritzlochkieme, Pseudobranchie;
th, Homologon der Thymus (?);
tr, Kiementräger;
v, Verbindungshaut des Kiementrägers;
wr, Schlundwimperrinne.

Auf den getönten Durchschnittsbildern sind die Epithelien (Ektoderm, Entoderm) nur durch einen dunkleren Ton, das allgemeine Mesoderm durch einen helleren Ton gekennzeichnet.

Tafel XL.

Alle Figuren beziehen sich auf Embryonen von *Petromyzon fluviatilis.*

Figg. 1 u. 2. Frontaldurchschnitte durch die Kiemenregion.

Fig. 3. Dasselbe von einem etwas älteren Embryo.

Figg. 4—7. Dasselbe von einer weiteren Entwicklungsstufe.

Fig. 8. Dasselbe von einem älteren Embryo mit breiter Mundbucht.

Fig. 9. Dasselbe mit abflachendem Hyoidbogen.

Fig. 10. Dasselbe mit glatt ausgezogener erster Kiementasche, *l*, Biegung ihrer Vorderwand.

Fig. 11. Dasselbe kurz vor dem Durchbruch der Mundbucht in den Kiemendarm, *l* wie in Fig. 10.

Figg. 12, 13. Frontaldurchschnitte nach der Trennung der Gaumensegel.

Figg. 14—17. Mediandurchschnitte durch die vordere Kiemengegend, mit den eingezeichneten Grenzen der zwei ersten Kiementaschen.

Figg. 18, 19. Kiementräger mit den ersten Anlagen der Kiemenfäden und ihrer Gefäße.

Tafel XLI.

Figg. 20—33 von *Petromyzon fluviatilis.*

Fig. 20. Frontaldurchschnitt von einer Entwicklungsstufe zwischen 10 und 12, *l* wie in Figg. 10 und 11.

Figg. 21, 22. Zwei tiefere Durchschnitte von einem Embryo derselben Entwicklungsstufe.

Fig. 23. Frontaldurchschnitt von einer Larve mit fertigem Rundmaul.

Figg. 24—26. Kiementräger mit Kiemen von etwas älteren Larven.

Fig. 27. Kiementräger mit Kiemenfäden im senkrechten Sagittaldurchschnitt.

Fig. 28. Eine Fiederkieme längs durchschnitten.

Fig. 29. Sagittaldurchschnitt einer mit Kiemenblättchen besetzten Kiementasche.

Fig. 30. Zwei Kiemenbögen mit Kiemenapparat aus einem Frontaldurchschnitt durch eine Larve von ca. 1 cm Länge; die punktirte Linie bedeutet den

Weg, den die Kiemenblättchen bis zu ihrer Verbindung mit der Kiemenbogenplatte zurücklegen.

Fig. 31. Ähnlicher Durchschnitt von einem erwachsenen *Petromyzon planeri*, *x* Papillen des Reusenapparates, *z* der proximal davor wurzelnde Zapfen, *p* inneres Kiemenloch, *g* venöse Bluträume.

Fig. 32. Äußere Ansicht eines Kiemenloches von *Petromyzon fluviatilis*, *x*, *z*, wie in Fig. 31.

Fig. 33. Sagittaldurchschnitt durch ein solches Kiemenloch, *z* der genannte Zapfen mit seinem Knorpel, *o* der Knorpelring im Umkreise des Kiemenloches.

Fig. 34. Ein Kiemenbogen mit Septum, Kiemendeckel und Kiemen von einem Fötus von *Mustelus vulgaris*, von der vorderen Seite mit den kurzen Kiemenfäden gesehen.

Fig. 35. Die Gefäße der Pseudobranchie eines Lachsembryo aus Frontaldurchschnitten rekonstruirt, die Vene nach außen verschoben. *hm*, Hyomandibulare.

Fig. 36. Zwei Kiemenblättchen eines Lachsembryo im Längsdurchschnitt.

Fig. 37. Ein Kiemenbogen von einem Hechtembryo, die längeren Fiederkiemen gehören der hinteren Reihe, die kurzen Kiemenfäden der vorderen Reihe an.

Fig. 38. Dasselbe von einem jungen *Cobitis fossilis.*

Tafel XLII.

Fig. 39. Frontaldurchschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von *Torpedo ocellata*, vor dem Durchbruch der Kiementaschen.

Fig. 40. Dasselbe nach dem Durchbruch einiger Kiementaschen.

Figg. 41—44. Frontaldurchschnitte durch die Kiemenbögen eines älteren Embryo von *Torpedo ocellata.*

Fig. 45. Frontaldurchschnitt unmittelbar unter dem offenen Spritzloch desselben Embryo.

Figg. 46, 47. Kiemenbögen älterer Embryonen von *Mustelus vulgaris.*

Figg. 48—50. Durchschnitte durch die Spritzlochkieme desselben Embryo wie Fig. 47.

Fig. 51. Kiemenbogen mit gefäßlosen Kiemenanlagen von *Pristiurus.*

Figg. 52—56. Frontaldurchschnitte durch die Kiemengegend von verschiedenen Embryonen von *Acipenser sturio*, Figg. 55 und 56 gehören zu derselben Serie.

Fig. 57. Ein Kiemenbogen mit den ersten Kiemenanlagen vom Stör.

Figg. 58—60. Frontaldurchschnitte durch die Kiemengegend von Lachsembryonen. *hm*, Hyomandibulare.

Figg. 61—63. Einzelne Kiemenbogendurchschnitte von verschieden alten Lachsembryonen. *x*, Kiemenstrahlen; *o*, künstliche Lücken zwischen Oberhaut und Mesoderm.

Tafel XLIII.

Schematische Darstellungen von der Entstehung und Metamorphose der Kiemengefäße der Selachier (Figg. 64—66), des Störs (Figg. 67, 68) und des Lachses (Figg. 69—71); in Fig. 72 stellt die linke Hälfte die Kiemengefäße der Selachier, die rechte Hälfte diejenigen der Teleostomen im Querdurchschnitt dar. Die ursprünglichen Aortenbögen sind schwarz, die sekundär entstehenden Gefäße weiß, die zurückgebildeten Gefäßstrecken punktirt, die Kiementaschen schraffirt.

Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles.

Von

Prof. **N. Kulagin**
(Moskau).

Mit Tafel XLIV.

Bei den Mücken *Culex pipiens* L. und *Anopheles bifurcatus* L. haben die Eierstöcke die Form von zwei ovalen Säckchen (Fig. 1). Das proximale Ende der Eierstöcke ist verdickter und endet mit einem dünnen Röhrchen, welches dem Endröhrchen der Eierstöcke bei anderen Insekten entspricht (Fig. 1 *ek*). Am hinteren Ende geht jeder Eierstock in einen ziemlich breiten Oviduct über (Fig. 1 *ovd*). Die Größe der Eierstöcke bei den im Herbst und Winter untersuchten Individuen variirt zwischen 0,5—0,8 mm, bei den Individuen, welche im Frühjahr beobachtet wurden, wird der Eierstock größer und erreicht die Größe von 1,3—1,6 mm. Dieser Unterschied steht im Zusammenhang mit dem Wachsthum der Eier.

Die Wände jedes Sackes bestehen aus einer Hülle von Bindegewebe mit einer Menge von Kernen und Tracheen (Fig. 1 *p*). Die Tracheen sind in Form von Röhrenbündeln gegen den inneren mittleren Theil des Eiersackes gerichtet und bilden in dessen Wänden ein dicht verzweigtes Netz.

In diesem Sacke liegen radial vertheilte Eiröhrchen, die von der äußeren Wand des Sackes gegen dessen Centrum gerichtet sind. Die Länge der Eiröhrchen ist verschieden. Die Röhrchen, welche im oberen proximalen Theile des Sackes liegen, sind am längsten und stark geschweift. Ihre oberen Enden münden in den oberen Theil des Sackes, die übrigen Röhrchen sind um so kürzer und gerader, je näher sie zum hinteren distalen Ende des Eierstockes liegen. Jedes Röhrchen ist von einem sehr dünnen Häutchen umgeben, welches der sogenanten Membrana propria, die die Eiröhrchen anderer Insekten bedeckt, entspricht. Man sieht diese Hülle deutlich bei Untersuchung der Präparate in toto in physiologischer Kochsalzlösung. Auf den Präparaten in toto, welche mit Flüssigkeiten von PERENYI, CARNOY, Sublimat bearbeitet und dann auf verschiedene Weise mit Gentiana-Violett und Safranin, mit Hämatoxylin u. A. gefärbt worden sind, ist dieses Häutchen wenig und nur an einigen Röhrchen bemerkbar. In Folge dessen scheinen die Eikammern, die sich im Inneren der meisten Röhrchen befinden, in einem gemeinschaftlichen Sacke zu liegen, dessen Wände aus der oben beschriebenen Peritonealmembran bestehen. Dies sieht man am besten auf Fig. 1 *p*. Auf derselben sieht man die Haut der Eiröhrchen an zwei Stellen (p_I, p_I). Außerdem scheinen die meisten Eikammern in einem gemeinschaftlichen Sacke zu liegen, und zwar die Eikammern in Folge der radialen Anordnung der Eiröhrchen und ihrer Krümmungen unregelmäßig über einander (Fig. 1 *ov*).

An Längs- und Querschnitten des Eierstockes konnte ich die Haut der Eiröhrchen nur im oberen Theil des Sackes und lange nicht an allen Röhrchen beobachten. Am besten lässt sich die Haut der Eiröhrchen bei der Untersuchung der Eierstöcke von *Culex pipiens* und *Anopheles bifurcatus* in einer physiologischen Kochsalzlösung beobachten. Wenn man die membranartige Hülle des Sackes vorsichtig aus einander zupft, so kann man die Haut an vielen Eiröhrchen sehen. Behandelt man den zerzupften Eiersack mit $^1/_2$ $^0/_0$iger Essigsäurelösung und Methylgrün, so sieht man in den Hüllen der Eiröhrchen und zwar an der Grenze zweier benachbarter Eikammern Kerne, welche sich durch nichts von den Kernen der Peritonealmembran unterscheiden. Bei der erwähnten Behandlung lässt sich an einigen Präparaten, wenn der Inhalt der Eiröhrchen vorsichtig entfernt ist, sehen, dass ihr Häutchen eine Fortsetzung der Peritonealmembran ist, die in den Eiersack hineinwächst. Somit bilden das Peritoneum der Eierstöcke und die sogenannte Membrana propria der Eiröhrchen bei *Culex pipiens* und *Anopheles bifurcatus* eine gemeinsame Membran aus Bindegewebe. LÉCAILLON giebt in einer vorläufigen Mittheilung einen etwas anderen Bau der Eierstöcke bei *Culex pipiens* an. Nach seiner Beschreibung haben die Eierstöcke der Mücken, welche sich so eben entpuppt haben, die Form einer länglichen sackförmigen Masse, welche der Länge nach den ganzen mittleren Theil des Hinterleibes einnimmt. In der Mitte dieses Sackes zieht sich in der Richtung der Längenachse ein Strang hin, dessen

Wände aus dicht an einander gelagerten Zellen bestehen. Längs des ganzen Stranges befinden sich auf dessen Oberfläche kleine Auswüchse, so zu sagen Füßchen (pedoncules), welche aus eben solchen Zellen, wie der Centralstrang, bestehen. An dem Ende, welches von dem Centralstrang entfernter ist, haben die Seitenauswüchse eine eiförmige Erweiterung; die Wände dieser Erweiterung bestehen aus an einander gedrängten Zellen, im Inneren aber befinden sich große Zellen. Zwischen den erwähnten Seitenauswüchsen des Centralstranges laufen eine Menge Tracheen. Bei weiterer Entwicklung des Eierstockes verschwinden die Zellen, welche den Centralstrang und die Seitenauswüchse bilden. Aus den Zellen, welche sich in der eiförmigen Erweiterung befinden, differenziren sich die Eier und die Nährzellen, aus den Zellen der Wände der Erweiterung bildet sich Follikelepithel. Bei weiterem Wachsen des Eierstockes bleiben in demselben nur Eier, und ein solches Insekt ist dann geschlechtsreif.

Die Beschreibung Lécaillon's nähert sich sehr dem Bilde der Eierstöcke von *Culex pipiens* in meinen Präparaten. Lécaillon hatte nur die Hülle, Membrana propria, nicht bemerkt, welche jeden einzelnen Auswuchs des von ihm im Inneren des Eierstockes beschriebenen Centralstranges bedeckt. Wie ich schon erwähnt habe, ist diese Hülle so dünn und wächst an einigen Stellen so fest mit dem Peritoneum zusammen, dass man sie auch an Präparaten, welche mit der Schnittmethode hergestellt sind, nur sehr schwer bemerken kann. Am besten lässt sich die Gegenwart der Hülle bei dem Erforschen des Baues der Eierstöcke im lebenden Zustande in einer physiologischen Kochsalzlösung konstatiren. Was ferner die Erklärung der von Lécaillon beschriebenen Zeichnungen betrifft, so muss sie eine andere sein, als diejenige, welche der Autor giebt. So ist der Centralstrang, welcher sich im Eiersack befindet, nichts Anderes, als das Röhrchen des Eiganges, an dessen ganzer Oberfläche die Eiröhrchen ausmünden. Die letzteren sind nichts Anderes als die Auswüchse des Centralstranges, welche Lécaillon beschrieben hat. Für eine solche Erklärung dieser Seitenauswüchse des Centralstranges spricht: 1) die Anwesenheit derjenigen Elemente, welche die Eierstöcke der Insekten charakterisiren und die den Ursprung der Eier und der Nährzellen geben; 2) sind diese Seitenauswüchse auf der äußeren Oberfläche durchweg von einer besonderen Hülle, Membrana propria, umgeben, welche sich auf den Eiröhrchen aller bis jetzt beschriebenen Insekten befindet, die Zellen aber, die nach Lécaillon die Wände der Seitenauswüchse bilden, sind nach meinen Präparaten nichts Anderes als Zellen des Follikelepithels. Somit besteht der Unterschied zwischen meiner und LÉCAILLON's Beschreibung vom Bau des Eierstockes von *Culex pipiens* ausschließlich in der Erklärung der Bilder, welche LÉCAILLON und ich beobachtet haben.

Die Litteratur über die Frage von der Bildung der Eier hat bis zum Jahre 1886 KORSCHELT sehr genau und kritisch bearbeitet. Spätere Beobachtungen hierüber wurden, so viel mir bekannt ist, von H. HENKING und HEYMONS gemacht. Nach den Angaben des Ersteren entstehen die Elemente der Eiröhrchen: Eier, Nährzellen und Zellen des Follikelepithels, nicht durch Umwandlung der ursprünglichen undifferenzirten Zellen des Geschlechtsembryo, wie KORSCHELT sagt, sondern durch Theilung der ursprünglichen Zellen der Eiröhrchen: »Die mit gesperrter Schrift gemachte Angabe von KORSCHELT, dass die drei Zellelemente der Eiröhre, welche er als Ei-, Nähr- und Epithelzellen unterscheidet, durch direkte Umwandlung der Elemente der Endkammer ihren Ursprung nehmen, kann ich in dieser Fassung nicht für richtig halten, wohl aber mit der Modifikation, dass sie aus Theilungen derselben hervorgehen.«

Nach HEYMONS' Beobachtungen entstehen die Geschlechtselemente und die Zellen des Follikelepithels ganz unabhängig von einander. Die Epithelzellen verdanken ihren Ursprung den Wänden des ursprünglichen Embryos. Ich habe die Frage über die Bildung des Follikelepithels der Mücke nicht näher erforscht, die wenigen Daten aber, welche mir zur Verfügung stehen, zwingen mich eher der Meinung HEYMONS' als derjenigen KORSCHELT's anzuschließen. So kann man auf dem Durchschnitt des Eierstockes ganz junger Larven eine deutliche Differenzirung der Epithelzellen der Eiröhrchen sehen. Bei erwachsenen Insekten ist der Endfaden innen mit Epithel ausgekleidet und die in ihm befindlichen Elemente unterscheiden sich von den letzteren durch ihre beträchtlichere Größe. — Der Bildungsprocess der Eier aus den ursprünglichen Zellen des Embryos ist für verschiedene Insekten verschieden beschrieben worden. Nach WILL haben die Primordialeier von *Colymbetes fuscus* L. Kerne, die reichlich mit Kernsaft versehen sind. Später bringen diese Kerne durch Knospung eine ganze Reihe von Tochterkernen hervor. Die Tochterkerne werden dann zu Kernen des Follikelepithels und der Nährzellen. Bei weiterer Entwicklung geht eine Verwandlung der Außenschicht des Kernes in das Plasma des Eies vor sich. Der übrige Theil des Kernes nimmt ohne Verwandlung die Form eines Bläschens mit einem Chromatinkörperchen im Inneren an. Diejenigen Theile des Kernes, welche in das Eiplasma eintreten, verwandeln letzteres aus achromatinem in chromatines Plasma.

Das Eiplasma zerfällt in eine Reihe von großen und kleinen Kügelchen, welche den Ausgangspunkt für die Bildung des Dotters geben. BLOCHMANN beobachtete beim Reifen der Ameisen- und Wespeneier, dass der Kern des Eies durch Knospenbildung eine Anzahl von Kernen, die sogenannten Nebenkerne, erzeugt. Die letzteren theilen sich vielleicht auch noch. Der übrige Theil des Kernes theilt sich nach der Knospenbildung mitotisch und dient möglicherweise als Ursprung des Kernes, der dem Richtungskörperchen anderer Insekten äquivalent ist. Später bewegen sich die Nebenkerne von der Oberfläche des Kernes zu der Peripherie des Eies und gehen hier in das Plasma über. Wenn auch die Bildung des Dotters nach der Meinung des Autors auf Kosten der Nährzellen und Epithelzellen vor sich geht, so doch jedenfalls nicht in diesen Zellen.

sondern in dem Ei selbst. Im Ei erscheinen zuerst die Dotterelemente in kleinen Vacuolen. In diesen Vacuolen machen sich dann Körnchen bemerkbar, welche allmählich alle Dotterbläschen anfüllen. — Nach STUHLMANN's Beobachtungen geht der Bildungsprocess der Eier bei den Insekten auf folgende Weise vor sich. Die Eier bilden sich aus Embryonalzellen, welche von einander nicht scharf abgegrenzt sind. Der Kern des Eies bildet sich aus dem Kern der Embryonalzelle. Am Anfang der Entwicklung des Eies enthält der Kern ein großes Chromatinkörperchen, und um dasselbe einen Kranz kleiner Körnchen; dann verschwindet das Chromatinkörperchen, und an dessen Stelle erscheint im Kern ein Nucleolus. Bei weiterem Reifen des Eies schiebt sich der Kern an einem der Pole hin. Hier verschwindet Anfangs der Nucleolus und dann zerfällt der Kern selbst in Reifungsballen. Nach der Ablösung dieser Reifungsballen verschwindet der Kern in den Eiern mit sehr viel Dotter, bleibt aber in den Eiern, welche arm an Dotter sind. Bei den Hymenopteren bildet sich nach den Beobachtungen von STUHLMANN der Dotter nicht aus dem Kern des Eies, sondern in dessen nächster Nähe und offenbar unter seinem Einfluss.

KORSCHELT beobachtete bei den Fliegen, sowohl in den Ei- wie auch in den Nährzellen eine Absonderung von Kerntheilchen und deren Eindringen in das Plasma. Solch eine Theilung der Kerne, welche der Autor beschreibt, erinnert an die Nebenkerne BLOCHMANN's.

Nach den Beobachtungen von ST. HILAIRE geht bei der Entwicklung von *Dytiscus* folgender Process vor sich: Zu Anfang der Entwicklung des Eies färbt sich das Protoplasma der Eizelle bei ihrer Behandlung mit Lichtgrün sehr schwach; der Kern enthält Lininfäden, ein Chromatinnetz und ein oder zwei Nucleoli, die mehr als halb so groß wie der Kern sind. Die Nucleoli bestehen, wie ihr Verhalten den Farben gegenüber zeigt, aus Paranuclein. Bei weiterer Entwicklung verändert sich der Kern nur in der Größe; bei einigen Eiern aber verändert sich auch die Form des Kernes: er wird birnförmig, im engen Theil des Kernes sammelt sich Chromatin in Form von Fäden an, und der übrige Theil füllt sich mit einem Netz von Chromatin. Im Plasma des Eies erscheinen Nucleoli, die sich mit Kernfarben färben lassen, und darauf große Ballen, welche mit sauren Farben (Fuchsin) gefärbt werden können. Den Ursprung dieser Ballen hat der Autor nicht verfolgt. Diese Ballen scheinen, dem Autor nach, sich zu lösen und in Fett überzugehen. Im folgenden Stadium färbt sich das Plasma des Eies stärker, die erwähnten Ballen zerfallen in kleine Körnchen und umgeben den Kern gemeinsam mit Fettbläschen. Das Chromatin sammelt sich in der Mitte des Kernes an; im übrigen Theil befindet sich ein Netz von Körnchen, welche nicht aus Chromatin bestehen. Die Anzahl der Nucleoli im Kerne wächst und sie nehmen die Gestalt von Bläschen an. Auf ferneren Stadien gehen im Ei folgende Veränderungen vor sich: Das Chromatin des Kernes verschwindet; in dem Kerne sammelt sich Kernsaft an. Die im Kerne befindenden Nucleoli theilen sich und bringen eine ganze Reihe von Körnchen hervor. Darauf schwindet der fuchsinophile Stoff im Protoplasma des Eies; die Fetttropfen lagern sich an der Peripherie des Eies. Das Protoplasma des Eies dringt in den Kern durch die Öffnung in der Hülle des letzteren. Die Körnchen, welche sich im Kern befinden, werden feiner und füllen ihn fast vollkommen aus. In den weiteren Entwicklungsstadien des Eies überfüllt sich das Protoplasma mit feinen Körnchen, bei denen der Dotter anfängt sich abzusondern. Die Hülle des Kernes verschwindet; die Körnchen, welche sich im Kerne befinden, dringen, wie es scheint, in das Protoplasma ein, die Grenzen werden undeutlich und der

Kern nimmt wahrscheinlich Theile des Protoplasma in sich auf. Endlich wird das Ei reif und man erhält folgendes Bild: Das Protoplasma des Eies hat das Aussehen eines Netzes, welches aus Körnchen besteht; in den Maschen des Netzes sind Dotterkügelchen eingebettet.

Bei *Dytiscus* unterscheiden sich, nach den Beobachtungen von KUJAWSKY, die Embryonalzellen, aus denen sich die Eier entwickeln, von den anderen, z. B. den Nährzellen, durch eine größere Ansammlung von Chromatin im Kerne. Bei der Entwicklung der Eier aus diesen Zellen vergrößern sich ihre Dimensionen, das Chromatin nimmt im Kern die Form eines Pilzkopfes an und wird gegen die Oberfläche des Kernes gedrängt. Bei dem ferneren Wachsthum des Eies werden Fetttropfen in seinem Protoplasma bemerkbar. Sie pressen den Kern zusammen und füllen das ganze Ei aus. Das Protoplasma, welches die Fetttropfen umgiebt, färbt sich anders als an den übrigen Stellen, folglich gehen an diesen Stellen irgend welche Veränderungen des Plasma vor sich. Bei reiferen Eiern umgiebt die Zone des veränderten Protoplasma den Kern und wird beim Wachsen des Eies breiter und weniger abgesondert von dem übrigen Plasma. In den reiferen Eiern verliert der Kern immer mehr sein Chromatin und an der Peripherie tritt immer deutlicher ein Kranz in Form eines Rahmens hervor, welcher sich stark färbt. Bei völliger Reife der Eier zerfließt der Kranz in dem Plasma des Eies, wonach sich das Plasma stärker zu färben anfängt. Derartige Stoffe, welche in das Protoplasma des Eies eindringen, geben wahrscheinlich, wie der Autor sagt, das Material zur Bildung des sogenannten Dotters. Dieser bildet sich nach Ablauf der erwähnten Vorgänge allmählich von der Peripherie des Eies nach dessen Centrum — dem Kern — fortschreitend. Mit der vorrückenden Bildung des Dotters verändert sich der Charakter der Struktur des Plasma: anstatt der homogenen protoplasmaartigen Masse erscheint ein Netz von Spongioplasma, in dessen Maschen sich Dotterkörnchen beobachten lassen.

HENKING erforschte die ersten Stadien der Eibildung bei vielen Insekten. Bei *Pyrrhocoris apterus* L. besteht der Eierstock in einem gewissen Stadium der Entwicklung aus drei Theilen: dem Endfaden, dem Keimfach und dem Eileiter. Im ersten Entwicklungsstadium scheinen die Zellen der Endfäden oder des embryonalen Theiles ganz homogen. Der Kern enthält eine körnige Chromatinmasse; an vielen Kernen sind Theilungsstadien bemerkbar. In reiferen Stadien der Entwicklung des Eierstockes ändert sich das Bild ein wenig. Die Kerne der oberen Abtheilung des Endfadens oder des Keimfaches erscheinen kleiner als die Kerne, welche entfernter, d. h. näher zum Eileiter, liegen; überdies enthalten die Kerne der ersten Abtheilung weniger Chromatinkörnchen als die der zweiten Abtheilung. Die Kerne des zweiten Theiles haben eine ovale Form und enthalten eine große Menge von Chromatinkörnchen, welche mit einander durch plasmatische Fäden verbunden sind; ihrem Bau nach erinnern sie sehr an die Kerne junger Eizellen; sie liegen längs der Peripherie des Keimfaches. Ferner beobachtete der Autor im Eiersack näher zum Eileiter zwei Arten von Zellen. Die einen Zellen haben einen hellen bläschenartigen Kern, an dessen Peripherie sich Chromatinkörnchen anlagern; außerdem ist noch ein Kern vorhanden. Diese Zellen bilden das Follikelepithel. Die zweite Gruppe wird aus Zellen mit einem Nucleus gebildet, welcher mitten in einer hellen Vacuole eine Kernsubstanz in Form eines Knäuels enthält. In Verbindung mit dem Kernknäuel befinden sich kompakte Chromatinkörnchen. Diese Art von Zellen hält der Autor für junge Eier. Bei der Untersuchung dieser ursprünglichen Elemente des Eierstockes fand der Autor in jedem Kerne je 24 Chromosomen. Übrigens, sagt HENKING, macht sich eine Schwankung in der Zahl um zwei bis drei Chromosomen ziemlich oft bemerkbar. Außerdem ist das Zählen der Chromosomen nicht leicht.

Ganz neuerdings machte RABES eine sehr interessante Beobachtung über die Entwicklung der Eier bei *Rhizotrogus solstitialis* L. Nach seinen Angaben wächst bei der Bildung der Eier das Follikelepithel, eine oder mehrere Falten bildend, in das Ei hinein. Ein solches Hineinwachsen hat den Zweck, den Nahrungsstoff des Eies zu vermehren: »Eine Oberflächenvergrößerung des Nährepithels behufs besserer und reichlicherer Ernährung der in schnellem Wachsthum befindlichen Eier zu schaffen.« Nach RABES liegt das Keimbläschen des Eies meistentheils am Rande des Eies; zwischen diesem und dem Follicularepithel befinden sich verschiedene Körnchen, welche theils von dem Keimbläschen, theils von den Zellen des Follikelepithels abstammen.

Wenn wir alle beschriebenen Beobachtungen über die Entwicklung der Eier bei Insekten zusammenfassen, so sehen wir, dass die meisten Autoren auf einen Austausch hinweisen, welcher zwischen dem Kern und dem Plasma der Eizelle vor sich geht. Nach den Beobachtungen von KUJAWSKY und WILL verschwimmt die obere Schicht des Kernes in dem Plasma des Eies. BLOCHMANN, STUHLMANN, KORSCHELT und RABES haben die Absonderung von Einzeltheilen der Keimbläschen und deren Eindringen in das Eiplasma konstatirt.

Nach ST. HILAIRE endlich dringt das Eiplasma in das Keimbläschen ein. Ich habe die Entwicklung der Eier bei erwachsenen Formen von *Culex pipiens* und *Anopheles bifurcatus* untersucht. Die Beobachtungen wurden im Verlauf des Herbstes, Winters und in der ersten Hälfte des Sommers bis zum Juni gemacht. Die Eiröhrchen der Individuen, welche ich im Herbst und Winter untersuchte, waren an ihrer inneren Oberfläche mit Epithelialzellen, mit Kernen von körniger Struktur ausgekleidet; die Grenzen der Zellen sind nicht deutlich zu sehen (Fig. 3 *fz*). Diese Zellen bekleiden nicht nur die Wände der Eiröhrchen, sondern bilden auch die Querwände, welche die Eiröhrchen in Abtheilungen, die sogenannten Eikammern, theilen. In jeder Kammer befinden sich im Verlauf des Herbstes und Winters Zellengruppen, welche fest an einander liegen; durch den gegenseitigen Druck erhalten die Zellen eine polygone Form. Der innere Bau aller Zellen ist mehr oder weniger gleichartig. Das Protoplasma füllt die Zelle vollkommen aus, und lässt sich mit verschiedenen Farben intensiv färben. Die Kerne der Zellen sind mit einer deutlichen Hülle bekleidet und bestehen aus Kernsaft, welcher den peripherischen Theil des Kernes, und einem kompakten, rundlichen, mehr oder weniger gleichartigen Körperchen, welches das Centrum des Kernes einnimmt (Fig. 3 *kz*). Bei der Behandlung der Eierstöcke der von mir untersuchten Insekten nach der Methode von OBST zeigt sich, dass das Körperchen, welches in der Mitte des Kernes liegt, cyanophil ist. Bei fortschreitender Entwicklung der Eier geht eine Differenzirung der Elemente, die sich in den Eikammern befinden, vor sich. So wird bei der Untersuchung der Eiröhrchen der Insekten, die Ende Mai und in der ersten Hälfte Juni gefangen wurden, folgende Veränderung dieser Zellen bemerkbar. Erstens findet vor Allem eine Volumzunahme aller angeführten Zellenelemente statt, wobei das Wachsthum nicht nach allen Richtungen gleichmäßig vor sich geht; durch dieses ungleiche Wachsthum nehmen die Zellen, welche in dem oberen Theil der Eiröhrchen liegen, eine pyramidale Form an. Zweitens treten in den Kernen der Zellen, welche in dem oberen proximalen Theile der Eikammer liegen, folgende Veränderungen auf. Das Kernkörperchen, welches im Kerne liegt und Anfangs kompakt und gleichartig ist, zerfällt in eine Reihe Anfangs großer, später kleinerer Ballen, und zuletzt in einzelne Körnchen. Einige von diesen Körnchen färben sich intensiver als die übrigen. Der Kernsaft, welcher Anfangs den peripherischen Theil des Kernes einnahm, vermehrt sich und sammelt sich als Vacuolen im mittleren Theile des Kernes an (Fig. 4 *nz*).

Danach vertheilt er sich mehr oder weniger gleichmäßig im ganzen Kern und der letztere wird so zu sagen schaumig, mit unregelmäßig im Inneren des Kernes vertheilten Ballen, von sich färbender, mehr oder weniger kompakter Substanz (Fig. 5 *nk*). In dem Protoplasma der Zellen macht sich ebenfalls eine Anhäufung flüssiger Substanz bemerkbar, er wird scheinbar körnig.

Gleichzeitig mit einer solchen morphologischen Veränderung der Kerne der Zellen, geht auch eine Veränderung der festen Bestandtheile des Kernes vor sich. Das kompakte, homogene Körperchen, welches früher das Centrum des Kernes einnahm, war, wie schon gesagt, cyanophil. Bei der Theilung in zwei Ballen bewahrt es ebenfalls einige Zeit diese Eigenschaft, bei der weiteren Veränderung des Kernes bleiben einige kleine Ballen cyanophil (Fig. 5 *cy*), während die anderen erythrophil werden; schließlich werden alle Körnchen, welche den Kern anfüllen, erythrophil; die letzteren sind so zu sagen eine Varietät des cyanophilen Stoffes des Kernes. Auf Fig. 5 *cy*, welche die Färbung der Präparate wiedergiebt, ist der allmähliche Gang dieses Processes dargestellt.

Die Zellen, welche im unteren Theil der Kammer liegen, nehmen ebenfalls an Umfang zu, wie die Zellen im oberen Theil der Kammer. Ihr Umfang übersteigt denjenigen der ersteren (Fig. 4 *ov*).

Das Protoplasma dieser Zellen bleibt kompakter, fester als das Protoplasma der Zellen im proximalen Ende der Eikammern. Der Kern ist deutlich mit einer Hülle umgeben, an der Peripherie befindet sich der Saft, im Inneren ein rundes, festes cyanophiles Körperchen (Fig. 5 *cy*).

Die Zellen des proximalen Endes der Eikammer dienen dem Ei als Nährzellen (Figg. 4 und 5 *nz*), und die Zellen, welche in der Eikammer liegen, sind die Eier (Fig. 4 und 5 *ov*).

Die eben beschriebene Veränderung der Nährzellen erinnert auffallend an die Bilder, die ich bei Beobachtung von Zellen bei ausgehungerten Raupen zu sehen bekam. Ähnliche Veränderungen, wie die von mir beschriebenen, beobachtete J. K. SASNOWSKY am Kern von *Stentor* im Hungerzustande. Vielleicht ist in der Eikammer der Insekten die Verschiedenheit der Eizellen und der Nährzellen ebenfalls durch diese Processe bedingt. Die ursprünglich gleichen, nicht differenzirten Elemente der Eikammer theilen sich in Ei- und Nährzellen, dadurch dass die Eizellen mehr Nahrungsstoff bekommen, als die übrigen Zellen; in dem Protoplasma und im Kern der Nährzellen häufen sich flüssige Oxydationsprodukte an, was die Struktur des Kernes und des Protoplasma verändert. Der Kern wird vacuolisirt, so zu sagen schaumig. Bei fernerer Entwicklung des Eies nimmt man wahr, dass die Nährzelle an der Eizelle gerade an dessen oberem Pol erscheint (Fig. 6 *nz*). Das Absorbiren der Nährzellen durch die Eizelle geht scheinbar auf folgende Weise vor sich: Die Grenzen der Nährzellen, welche am oberen Pol der Eizelle liegen, verschwinden allmählich, und es kommen endlich die Nährzellen in das Innere der Eizellen zu liegen. Die Anzahl der Nährzellen, welche in Eizellen übergehen, ist, nach meinen Beobachtungen, drei bis vier. Die Nährzellen unterliegen in der Eizelle folgender Veränderung: ihr Protoplasma vereinigt sich vollständig mit dem Plasma des Eies und die Kerne zerfallen in einzelne Chromatinklümpchen. Es ist interessant, darauf hinzuweisen, dass in einigen Fällen die Theilung der Kerne der Nährzellen begann, ehe sie ins Ei eindrangen.

Die im Ei zerfallenen Kerne der Nährzellen erinnern auffallend an das Bild, welches WILL und STUHLMANN beschreiben, indem sie darauf hinweisen, dass dieses durch Theilung des Kernes des Eies entstehe. Auf meinen Präparaten sieht man deutlich, dass der Kern des Eies im gegebenen Falle daran gar keinen Antheil nimmt, und dass die sogenannten »Reifungsballen« STUHLMANN's nur Produkte des Zerfalls der Nährzellen sind. Auf weiteren Entwicklungsstufen der Eier verschmelzen die Stückchen der Nährzellenkerne ganz und gar mit dem Plasma der Eizelle.

Das Eindringen des Nährstoffes in das Ei bedingt die Veränderung des Kernes und des Plasma des Eies. Im Kerne des Eies werden statt der cyanophilen Substanz erytrophile (Chromatin-)Fäden, Chromatinstücke und einzelne Mikrosome sichtbar und der Kern wird reicher an Kernstoff. Typische Chromosome, welche HENKING von vielen Insekten beschrieben hat, habe ich im Ei der Mücke nicht beobachtet. Übrigens hat HENKING selbst darauf hingewiesen, dass die von ihm angegebene Anzahl der Chromosome (24) für die Eier der Insekten nicht immer typisch ist, und dass auch Abweichungen vorkommen. Mir scheint, dass das Zählen der Chromosome in den Eiern ziemlich schwierig ist. Nicht umsonst empfiehlt SOBOTTA das Zählen in Zwischenräumen vorzunehmen und dabei jedes Mal die Resultate zu notiren, aber selbst unter solchen Bedingungen schwankte die bei Mäusen gefundene Zahl der Chromosome zwischen 12 und 15. Da wir überdies wissen, dass ein Theil des Kernes die gleiche Bedeutung hat wie der ganze Kern (die Versuche von BALBIANI an *Stentor*), so ist eine quantitative Bestimmung der Kernstoffe wohl kaum von Wichtigkeit. Abgesehen davon ist die Bestimmung der richtigen Menge von Chromatin bei den jetzigen Untersuchungsmethoden eine äußerst schwierige Sache. Endlich enthält der Kern außer Chromatin noch andere Kernstoffe, und bis jetzt haben wir gar keinen Grund dem Chromatin eine wichtigere Bedeutung als den übrigen Bestandtheilen des Kernes beizumessen. — Gleichzeitig mit der Veränderung des Kernes des Eies verändert sich auch dessen Plasma. In ihm erscheinen Dotterkörner. Die Frage über die Bildung des Dotters im Insektenei ist von ST. HILAIRE in seinem Artikel »über die Bildung des Eies bei *Dytiscus*« sehr gründlich behandelt worden. Nach der Untersuchung ST. HILAIRE's ist, so viel mir bekannt, nur eine Arbeit über diese Frage von KUJAWSKY erschienen. Nach den Angaben von KUJAWSKY geht die Bildung des Dotters in dem Plasma des Eies wahrscheinlich unter dem Einfluss des Kernstoffes, welcher in das Plasma eindringt, vor sich. Nach meinen Beobachtungen geht die Bildung des Dotters auf Kosten der Veränderung des Plasma des Eies vor sich. Das Protoplasma des

Eies ist zur Zeit der Dotterbildung durchaus nicht gleichartig, sondern eher körnig. Indem die neuen Nährstoffe in die Eizellen während ihres Wachsthums eindringen, durchdringen sie, so zu sagen, die einzelnen Körnchen des Protoplasma; die letzteren vergrößern sich, verändern sich chemisch und werden zu Protoplasmakörnern des Dotters. Die Bildung der Dotterkörnchen schreitet von der Peripherie zum Centrum vor. Bei fortschreitender Bildung von Dotterkörnchen in dem Protoplasma macht sich eine Anhäufung von flüssigen Substanzen bemerkbar. — Später umkleiden sich die Eier der Mücken mit Chorion. Was die Frage nach der Abgabe von Bestandtheilen des Kernes in das Eiplasma anbelangt, so habe ich solch einen Vorgang bei Mücken nicht beobachtet.

In den Eikammern einiger Individuen fand ich in den Eizellen außer dem Kernbläschen den sogenannten Dotterkern.

Der Dotterkern wurde zum ersten Mal von Wittich im Jahre 1875 in den Eiern von Spinnen gefunden. Später wurde er besonders von Balbiani bei vielen Thieren beschrieben: unter den Wirbelthieren bei einigen Arten von Knochen- und Knorpelfischen bei einer Art von Frosch, bei vielen Eidechsen, bei Vögeln: wie Huhn, Sperling und einigen anderen, von den Säugethieren in den Eiern des Eichhörnchens, des Hundes, der Katze, der Kuh und des Menschen. Unter den wirbellosen Thieren findet sich der Dotterkern bei vielen Crustaceen z. B. bei *Branchipus* und *Artemia*, bei *Myriapoda* und bei den Insekten (*Hemiptera* und *Hymenoptera*), und endlich wurde der Dotterkern auch aus den Eiern einiger Mollusken, z. B. von *Helix*, beschrieben.

Über den Ursprung des Dotterkernes existiren folgende Angaben. Nach den Beobachtungen von Balbiani an *Geophilus electricus* entsteht der Dotterkern durch Knospung einer Zelle des Epithels, welches die Blase auskleidet, in der das Ei im Ovarium sich entwickelt.

Nach ihrem Eintritt in das Ei behält diese Zelle ihre Selbständigkeit, und ihr Plasma vermischt sich Anfangs nicht mit dem Plasma des Eies. Später entsteht aus dieser Zelle der Dotterkern. Die Lage dieser Epithelialzelle im Ei ist verschieden.

Nach den Beobachtungen von Mertens sind unter dem Namen »Dotterkern« bei den Säugethieren und Vögeln zwei verschiedene Elemente beschrieben. Einige Autoren haben als »Dotterkern« die Elemente des Kernes beschrieben, welche sich im Inneren der Dottermasse befinden. Deren Größe ist sehr verschieden. In den jüngsten Stadien des Eies sind es einfache Chromatinkörnchen. Mit der Entwicklung des Eies vergrößert sich deren Umfang. Diese Körnchen (Dotterkörperchen) bilden sich aus den Chromosomen und sind Anfangs sehr nahe mit diesen verbunden, später werden sie von den Chromosomen unabhängig.

Die anderen Autoren haben, nach Mertens, bei den Säugethieren unter dem Namen »Dotterkern« die sogenannte Attraktionssphäre der Eizelle beschrieben. Die Attraktionssphäre dieser Eier ist entweder eine kugelige, körnige Masse, oder sie hat die Form eines Halbmondes und liegt in der Nähe des Keimbläschens. Das Centrosoma oder das Centralkörperchen ist nur in den der Mitose nahen Stadien anwesend. Mit dem Alter des Eies wird die Attraktionssphäre immer umfangreicher und die radiale peripherische Anordnung wird immer deutlicher. In denjenigen Eiern, wo Fettkörnchen erscheinen, lagern sie sich um die Attraktionssphäre herum, sie vertheilen sich später und bilden die eine koncentrische Schicht unweit der Dotterperipherie.

Van der Stricht beschreibt die Bildung des Dotterkernes im Ei des Weibes und im Ei der Spinne *Tegenaria domestica* in folgender Weise: Das Frauenei hat Anfangs keinen Dotterkern. Vor seinem Erscheinen im Ei lagert sich das Protoplasma in Form eines Ringes von ungleicher Breite ab, der das Keimbläschen umfasst. Diese Plasmaschicht um das Keimbläschen herum wurde bei den Spinnen von Balbiani vor van der Stricht beschrieben. Balbiani verglich dieselbe mit der Attraktionssphäre in anderen Zellen: »Cette couche est comparable à la masse plasmique dite sphère attractive des autres cellules.« Später hat Mertens eine solche Plasmaschicht der Keimkerne in den Eiern eines neugeborenen Mädchens konstatirt. In Übereinstimmung mit Balbiani nennt Mertens diese Schicht auch »sphère attractive«. Später beschrieb Bambeke dieselbe Schicht bei *Scorpaena scrofa* unter dem Namen »couche palléale«. Van der Stricht giebt dieser Schicht eine neue Bezeichnung, »couche vitellogène«, und hält sie für ein Substrat, auf dem sich der Dotterkern entwickelt. Der Dotterkern bildet sich in dem breiteren Theile dieser Schicht in Form eines kugeligen Körnchens oder Bläschens. Beim weiteren Wachsthum des Eies trennt sich diese Plasmaschicht »couche vitellogène« in zwei Zonen: eine innere Zone, welche den Dotterkern umgiebt und eine körnige Struktur hat, und eine andere, die an der Peripherie der ersten Zone liegt und keine Körnchen hat. Später rücken die Körnchen in die zweite Zone und erscheinen hier als Dotterkörnchen. Dieselbe Bildung der Körnchen um den Dotterkern herum beobachtete außer Van der Stricht auch Bambeke in den Eiern von *Pholcus phalangioides*. Nach den Beobachtungen von Van der Stricht geht dem Erscheinen des Dotterkernes auch eine Absonderung der homogenen Plasmaschicht um das Keimbläschen voran. Bei der weiteren Entwicklung des Eies bemerkt man gleichzeitig das Erscheinen des Dotterkerns in dem erweiterten Theile der Plasmaschicht und die Modificirung dieser Schicht: es erscheinen namentlich in ihr eine Reihe von Platten, welche das Keimbläschen koncentrisch umgeben. Zuweilen bleibt in diesem Entwicklungsstadium die genannte Plasmaschicht unverändert, nur der Dotterkern wird viel umfangreicher. Später verändert sich die Struktur der das Keimbläschen umgebenden Plasmaschicht, es erscheinen Körnchen darin. Auf Grund seiner Beobachtungen sprach Van der Stricht die Vermuthung aus, dass der Dotterkern einen gewissen Einfluss auf die Dotterbildung im Ei hat. Die weitere Entwicklung der Eier beim Menschen und Spinnen besteht darin, dass die Grenzen der den Dotterkern umgebenden Plasmaschicht verschwinden und das Eiplasma homogen wird. Die Körnchen, welche früher in der Umgegend des Dotterkernes lagen, vertheilen sich über das ganze Ei und erscheinen als typische Dotterkörnchen. In dem Eiplasma sieht man deutlich nur das Keimbläschen und den Dotterkern. Die Processe der Eientwicklung in dem letzten Stadium sind in den Eiern der Frau und der Spinne ganz gleich.

Die Struktur des Dotterkernes ist von verschiedenen Autoren verschieden beschrieben worden. Nach Balbiani's Beobachtungen ist der Dotterkern bei einigen Wirbelthieren homogen. Nach den Untersuchungen von Mitrophanow kann man im Dotterkern von *Argyroneta aquatica* zwei Elemente unterscheiden: den centralen homogenen, dem Anschein nach plasmatischen, sich mit Karmin schwach färbenden Theil und die oberflächliche körnige grellgelbe Schicht, die sich indifferent gegen die Färbemittel verhält und keine Schichtung zeigt. In den jüngeren Eizellen erscheint der Dotterkern als eine kugelige Anhäufung von hellen Körnchen mit kaum bemerkbarem centralen Theil. In den reiferen Eiern erhält die körnige Schicht eine gelbe Färbung und der Kern wird deutlich.

Nach den Beobachtungen von MERTENS sind die Dotterkerne in den Eiern der Wirbelthiere und Vögel entweder homogen, oder sie bestehen aus zwei Theilen: einem centralen flüssigeren und einem peripherischen kompakteren Theil. Im Anfange der Entwicklung des Eies färben sich die Dotterkerne intensiv mit Safranin. Später verliert sich in Folge chemischer Veränderungen diese Fähigkeit.

VAN DER STRICHT beschreibt den Dotterkern im Ei des neugeborenen Kindes als aus einem Bläschen bestehend, in welchem sich ein oder mehrere Körnchen befinden, die mit einander mittels Brücken verbunden sind. In den Eiern einer erwachsenen Frau haben die Dotterkerne entweder eine homogene Struktur oder sie bestehen aus einzelnen Körnchen, von welchen ein oder zwei centrale Körnchen sich intensiver mit Safranin färben.

Nach den Beobachtungen BALBIANI's besteht der Dotterkern der Spinne *Tegenaria domestica* aus einem plasmatischen Körper, in welchem der Kern und zuweilen auch ein Nucleolus bemerkbar ist.

Nach den Beobachtungen VAN DER STRICHT's besitzt der Dotterkern im Ei der Frau die Fähigkeit sich zu theilen. Der Verfasser fand Eier, in welchen zwei mit einander durch eine Brücke verbundene Dotterkerne waren; er beschreibt auch Eier mit drei und sogar mit vier Dotterkernen, im letzten Falle waren zwei Kerne groß und zwei andere klein.

Nach den Beobachtungen REIN's sind die Dotterkerne in den Eiern des Kaninchens amöboid beweglich.

In der letzten Zeit behauptete LEPESCHKIN, dass der Körper, welcher mehrfach, so von WEISMANN und ICHIKAWA, unter dem Namen »Richtungskörper« beschrieben ist, nichts Anderes als ein Dotterkern sei. Dieser Körper ist von unregelmäßiger Form mit Vorsprüngen und Vertiefungen an der Oberfläche; im Inneren des Körpers sieht man einen helleren centralen vacuolisirten Theil; beim Verschwinden des Körpers zerfällt er in kleine Körnchen, die den Kern umgeben.

In Betreff der Bedeutung der Dotterkerne sind folgende Hypothesen ausgesprochen worden. Nach SIEBOLD gehen die Körnchen des Dotterkernes in den Dotter über. MERTENS beobachtete, dass die Dotterkerne in den Eiern der Vögel und Wirbelthiere zerfallen und den Dotterkörnchen ihren Ursprung geben. Die Dotterkerne, sagt er, kann man Dotterelemente »éléments vitellogènes« nennen. Nach BAMBEKE hat die Eiplasmaschicht, in welcher sich der Dotterkern entwickelt, einen Einfluss auf die Genesis des Dotters. Nach WILSON, HÄCKER, STUHLMANN und Anderen spielt der Dotterkern eine Rolle im Stoffwechsel in der Eizelle, indem er zu dem Wachsthum und der Entwicklung des Eies beiträgt. FLEMMING, HENNEGUY, JULIN und, bis zu einem gewissen Grade, MERTENS sind der Meinung, dass der Dotterkern das Centrosoma der Eizelle vorstellt und dem Centrosoma der Samenzelle (Spermatide) homolog ist. Nach VAN DER STRICHT entspricht der Dotterkern im Menschenei nebst der Plasmaschicht, in welcher er sich entwickelt, der Attraktionssphäre der Eizelle, »le noyau vittelin présente une ressemblance frappante avec la sphère attractive«. Dabei ist der Kern das Centrosoma der Eizelle, und die Schicht »couche vittelogène« kann mit der Asteroidenregion der Attraktionssphäre verglichen werden »la couche vittelogène peut être comparée à la région asteroïde de cette sphère«. VAN DER STRICHT hält es aber für nothwendig zum Beweise dieser Hypothese den Antheil des Dotterkernes als Attraktionssphäre an der Bildung der ersten Richtungsspindel zu konstatiren.

In Betreff der Dotterkerne in den Insekteneiern existiren, so viel ich weiß, folgende Beobachtungen. Nach BALBIANI ist in den Eiern der *Aphiden* außer dem in der Mitte des Eies liegenden Keimbläschen am unteren Pol des Eies ein bleiches, zart kontourirtes und von Körnchen umgebenes Bläschen. Dieses Bläschen oder Körperchen hält BALBIANI dem Dotterkern, den er in den Eiern der Spinnen gefunden hat, für analog. Nach diesem Autor bildet sich der Dotterkern bei den *Aphiden* ganz eben so wie bei *Geophilus electricus*, das heißt, er bildet sich aus einer der Epithelialzellen, welche die Eikammer auskleiden und später in die Eizelle eindringen. Nach den Beobachtungen BLOCHMANN's an Ameiseneiern theilt sich der Kern, die Theile verbreiten sich über das ganze Ei und verschwinden allmählich. STUHLMANN hält diese Gebilde für Dotterkerne. Nach eigenen Beobachtungen STUHLMANN's entsteht der Dotterkern in den Eiern der Hymenopteren in der Nähe des Keimbläschens und unter seinem Einflusse, nicht aber aus seiner Substanz. Nach STUHLMANN ist der Dotterkern ein sehr unkonstantes Gebilde, denn von zwei nahestehenden Arten *Ephialtes* besitzt ihn eine und die andere nicht.

Nach meinen Beobachtungen bildet sich der Dotterkern bei *Culex pipiens* und *Anopheles bifurcatus* bei einigen Exemplaren, aber lange nicht bei allen, in den frühen Entwicklungsstadien des Eies, noch bevor sich in ihm der Dotter bildet. Auf den Schnitten durch das Ovarium dieser Insekten sieht man in den Eizellen folgendes Bild. Der Kern der Eizelle ist von einer Hülle bekleidet. Unter dieser ist an der Peripherie des Kernes der Kernsaft deutlich sichtbar. Im Inneren des Kernes befindet sich ein cyanophiles Körperchen. In den älteren Stadien einiger Eizellen sieht man an dem Kerne, oder richtiger gesagt, an dem cyanophilen Körperchen, eine Einschnürung, später wird diese Furche tiefer und in dem Kerne werden zwei Körperchen sichtbar (Fig. 5 *cy*). Es giebt ferner in meiner Serie von Präparaten auch solche, wo das eine von diesen Körperchen in dem Eiplasma unweit vom Kerne liegt (Fig. 7 und 8 *dk*). Ich habe den Moment der Ablösung dieses Körperchens vom Kerne nicht beobachtet, aber auf Grund obiger Angaben ist es zweifellos, dass das Körperchen aus demselben entsteht. Es existirt wenigstens kein Unterschied zwischen dem Körperchen, das früher im Kerne war, und dem, welches sich später in dem Eiplasma befindet. Und außerdem habe ich in denjenigen Eizellen, wo ein Körperchen in dem Plasma liegt, nie zwei Körperchen im Kerne gesehen. Die in das Eizellenplasma eingewanderte Kernsubstanz dieser Zelle stellt nichts Anderes als den

Dotterkern des Eies vor. In seiner Struktur ist er homogen, von kugeliger Form, zuweilen besitzt er eine Hülle und unter der Hülle an seiner Peripherie eine Anhäufung des Kernsaftes. In dieser Form ist der Dotterkern auffallend dem Keimbläschen ähnlich. Häufiger hat der Dotterkern keine Hülle und liegt in dem Eiplasma nicht vom Kernsaft umgeben. Die von mir beschriebenen Dotterkörperchen stehen denen sehr nahe, welche WILL auf Taf. XXII, Fig. 25 von *Nepa cinerea* abgebildet hat. Das auf dieser Figur abgebildete Ei nennt WILL ein Ei mit zwei Keimbläschen. Ich halte den einen dieser Kerne für das Keimbläschen und den anderen für den Dotterkern.

Nach meinen Beobachtungen ist also der in einigen Eiern von *Culex* sich befindende Dotterkern nichts Anderes als ein Theil des Keimbläschens dieser Eier. Eine solche Theilung des Keimbläschens geschieht nicht nur bei der Bildung der Richtungskörperchen, sondern auch in den jüngsten Entwicklungsstadien des Eies. Vom theoretischen Standpunkte aus erscheint die beschriebene Theilung des Eikeimbläschens ganz möglich. Obgleich die Eizelle eine specialisirte Zelle ist, hat sie doch die den Zellen eigenthümlichen Processe beibehalten, folglich auch den Process der Theilung. Es ist wahr, dass man in Folge der speciellen Funktion der Eizelle den Process ihrer Theilung nicht bei vielen Thieren beobachtet und er sich zuweilen nur auf das Keimbläschen beschränkt, dieser Unterschied ist aber von keiner großen Bedeutung. So hat HANS RABL in der allerletzten Zeit die Theilung des Keimbläschens in den Fraueneiern beobachtet. Früher hat PREUSSE den Theilungsprocess der Zellen im Ovarium von *Nepa cinerea* gesehen.

Interessant ist es, dass die oben angeführten Angaben aus der Litteratur über die Bildung des Dotterkernes eher dafür sprechen, dass die Autoren es in ihren Fällen mit einem Theile des Eies zu thun hatten und nicht mit dem Centrosoma, so nach den Beschreibungen des Dotterkernes von MITROPHANOW, BALBIANI und VAN DER STRICHT. In diesen Beschreibungen sind gar keine Merkmale verzeichnet, welche das Centrosoma charakterisiren: die Anwesenheit eines Kernes und Nucleolus im Dotterkerne oder der Bau des Dotterkernes in Form eines Bläschens mit Körnchen unterscheidet den Dotterkern von dem Centrosoma.

Was das weitere Schicksal des Dotterkernes anbetrifft, so sind darin die meisten Beobachter einig, dass mit der Entwicklung des Eies der Dotterkern verschwindet und dass seine direkte Betheiligung im Furchungsprocess sich nicht bestätigt hat, sogar solche Autoren, die den Dotterkern für ein Centrosoma halten.

Ich will keineswegs die Anwesenheit eines Centrosoma im Ei bestreiten, ganz sicher existirt es in Eiern einiger Thiere, und sicher spielt es eine Rolle bei der Furchung des Eies. Die Beobachtungen A. GURWITSCH's an den Eiern der Meerschweinchen geben den besten Beweis dafür. Man muss nur nicht vergessen, dass das Centrosoma nach der Befruchtung des Eies, vielleicht auch bei dessen Reifung erscheint, aber nicht in den jungen Entwicklungsstadien des Eies, in welchen wir den Dotterkern antreffen. In den meisten Fällen fehlt das Centrosoma in dem Ruhezustand des Zellmechanismus und erscheint nur während der Befruchtung bei der molekularen Bewegung, welche bei der Vermischung des Plasma des Eies und des Spermatozoides eintritt. Es scheint mir das Richtigste zu sein, das Centrosoma für den Knotenpunkt zu halten, welcher aus mechanischen Ursachen an den Kreuzungsstellen der inneren Ströme der Bewegung des Protoplasma erscheint. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es zweifelhaft, ob man überhaupt von einer speciellen Struktur des Centrosoma sprechen kann, besonders von einer so komplicirten, wie sie für die Dotterkerne beschrieben wurde.

Nach der Beschreibung von GILES haben die Ovarien der Mücken kurze Oviducte, die sich in einen gemeinsamen Gang vereinigen; dieser Gang verläuft gerade ohne Abweichung von der Mittellinie und öffnet sich zwischen den Lamellen des Eierstockes. Unweit des hinteren Endes des gemeinsamen Ganges münden in ihn die Gänge dreier kleiner Drüsen. Die Drüsenorgane bestehen aus einem Drüsenkörper von sphärischer Form und kurzen Gängen. Die Drüse ist von einer opalweißen Flüssigkeit angefüllt, die bei durchfallendem Lichte dunkel erscheint. Nach der Meinung ARRIBALZAGA's[1] dienen diese Drüsen als Spermatotheca und als Hilfsdrüsen, um die Eier, die in Haufen abgelegt werden, zusammenzukleben.

Bei den von mir untersuchten Arten von *Culex* weicht mehr oder weniger scharf der Bau der Geschlechtsorgane und der Hilfsdrüsen der Geschlechtsorgane von der Beschreibung von GILES ab. GILES giebt an, dass die Oviducte kurz sind und sich in einem gemeinsamen Kanal vereinigen. An der Stelle, wo sich die Oviducte vereinigen, ist der Kanal erweitert und weiterhin verengert er sich wieder. Diese Erweiterung ist besonders zur Zeit des Eierlegens sichtbar (Fig. 2 *ovd*, *ovd*). Der gemeinsame Gang geht nicht gerade nach hinten, sondern biegt sich nach unten um, geht längs dem Abdomen in der Nähe des Hypoderms; in dem vorletzten Segmente steigt er bogenförmig zur Rückenfläche und öffnet sich schlängelnd nach außen unter der Analöffnung in dem vorletzten Segment des Abdomens (Fig. 9 *ovd*). Unweit der Geschlechtsöffnung münden in den Geschlechtsgang, oder richtiger gesagt, in die Vagina, nicht drei, sondern vier Organe, von denen drei (Fig. 2 *rs*) eine kugelige Form haben und das vierte mehr keulenförmig ist (Fig. 2 *gd*). Die Gänge der kugeligen Organe öffnen sich in die Vagina ein wenig weiter von der Geschlechtsöffnung als der Gang der keulenförmigen Drüse. Dabei verschmelzen zuerst zwei von den drei Gängen der kugeligen Organe und die zwei übrigen Gänge münden mit einer gemeinsamen Öffnung (Fig. 10 *ors*).

---

[1] Cit. nach GILES.

Was den Bau der Ausführungsgänge anbetrifft, so bestehen sie aus einer äußeren feinen Membran, in der Kerne und Muskelfasern der Membrana propria eingebettet sind und die eine direkte Fortsetzung der die Eiröhrchen umkleidenden Hülle vorstellt (Fig. 2 *p*). Unter dieser äußeren Hülle liegt das einschichtige Epithel. Die Zellen des Epithels, welche die paarigen Gänge und auch eine bedeutende Strecke des unpaarigen Ganges im Inneren auskleiden, sind abgeplattet und haben keine deutlichen Grenzen. An der Oberfläche, die dem Lumen des Ganges zugewandt ist, haben die Zellen eine feine Cuticularschicht.

Die Zellen, welche die Spitze des unpaarigen Ganges (die Vagina) auskleiden, sind von kubischer Form, reich an Protoplasma und scharf begrenzt (Fig. 9 *vgz*). Im vorderen Theile der Vagina sind die Zellen größer als im hinteren und vertheilen sich in mehrere Schichten (Fig. 9 *vgz*). Eine dicke Schicht gelbbraunen Chitins kleidet (Fig. 9 *ch*) die Vagina im Inneren aus.

Die drei kugeligen, in die Vagina mündenden Organe sind alle von gleichem Bau. Die kugelige Erweiterung besteht aus einer Zellenschicht. Die Zellen dieser Schicht sind auf den in physiologische Kochsalzlösung gelegten Präparaten deutlich sichtbar, von cylindrischer Form. Auf den konservirten Präparaten erscheinen sie viel kleiner und platt. Im Inneren sind alle Organe von dickem braunem Chitin ausgekleidet (Fig. 10 *ch*). Die Untersuchung des Inhalts dieser Organe zeigt, dass sie von Spermatozoiden angefüllt sind (Fig. 10 *sp*) und dass es folglich keine Drüsenorgane sind, wie Giles angiebt, sondern richtige Receptacula seminis. Die Gänge des

Receptaculum seminis (Fig. 10 *drs*) sind im Inneren mit spiral-geschlängeltem Chitin ausgekleidet und von außen mit denselben Zellen wie der Schlauch selbst. Was die keulenförmige Drüse anbetrifft, so besteht sie aus großen cylindrischen Zellen, deren Kerne näher dem Lumen der Drüse als deren Oberfläche liegen (Fig. 10 *gdz*). An der der Drüsenhöhle zugewandten Seite haben die Zellen eine Cuticularbekleidung und an der äußeren Fläche der Zellen befindet sich eine sehr feine Membrana propria. Der Drüsengang hat von außen eine ziemlich dicke Schicht von Zellen, an denen man keine deutlichen Zellgrenzen sieht. Die Kerne dieser Zellen sowohl wie die Kerne der Zellen, aus denen die Drüse selbst besteht, liegen näher dem Lumen des Ganges als der Oberfläche. Im Inneren ist der Gang mit einer feinen Chitinschicht bekleidet (Fig. 10 *dz*).

Die beschriebene keulenförmige Drüse scheidet wahrscheinlich das Sekret aus, womit die abgelegten Eier sich zusammenkleben. Auf einigen Präparaten fand ich im Inneren dieses Drüsenganges eine homogene, sich nicht färbende schleimige Masse.

Moskau, im Januar 1901.

Litteraturverzeichnis.

E. G. Balbiani, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles. Zool. Anz. 1883. Nr. 155.

F. Blochmann, Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschr. Nat. Med. Verein Heidelberg. 1886.

O. P. Eismond, Einige Ergänzungen zur Lehre vom Centralkörper der Zelle. Protok. der biolog. Abth. der Warschauer Gesellsch. der Naturforsch. Nr. 3 u. 4. 1893. (Russisch.)

M. Giles, A Handbook of the Gnats or Mosquitoes. London 1900.

A. Gurwitsch, Idiosom und Centralkörper im Ovarialei der Säugethiere. Archiv für mikr. Anat. Bd. LVI. 2. Heft. Taf. XVI.

V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena 1896.

H. Henking, Untersuchung über die ersten Entwicklungen in den Eiern der Insekten. Diese Zeitschr. 1892. Bd. LIV. 1. u. 2. Heft.

Ch. Julin, Le corps vitellin de Balbiani et les éléments de la cellule de metazoaeres qui correspond. au macronucleus des Infusoires ciliés. Bull. Sc. de la Françe et de la Belg. Tome XXIV. 1893.

E. Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. Taf. XX—XXIV.

K. Kujavsky, Arbeiten des zootomischen Laboratoriums der Warschauer Universität. XVI. Warschau 1897. (Russisch.)

A. Lecaillon, Recherches sur la Structure et le développement postembryon. de l'ovaire des insectes. 1. Culex pipiens L. Bull. de la Soc. Entom. de Françe. 1900. No. 4.

W. D. Lepeschkin, Mittheilung über das Richtungskörperchen im Ei von Moina rectirostris. Tagebuch. der zool. Abth. der k. Gesellsch. von Freunden der Naturwiss. Bd. III. Nr. 1. Moskau 1900. (Russisch.)

H. Mertens, Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des mammifères et des oiseaux. Arch. de Biol. Tome XIII. 1893.

F. Preusse, Über die amitotische Kerntheilung in den Ovarien der Hemipteren. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 2. Heft. Taf. XIX—XX.

O. Rabes, Zur Kenntnis der Eibildung bei Rhizotrogus solstitialis. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900. Taf. XIX.

Hans Rabl, Mehrkernige Eizellen und mehrreihige Follikel. Archiv für mikr. Anat. Bd. LIV. 4. Heft. Taf. XXIV.

K. K. Saint-Hilaire, Über die Bildung des Eies bei Dytiscus. Protok. der Sitzungen der k. St. Petersburger Gesellsch. von Naturforschern. 1895. Nr. 3 u. 4. (Russisch.)

J. K. Sosnowsky, Die Beziehung des Kernes zum Zellenkörper bei Protozoa. Arbeiten des zootom. Laboratoriums der Warschauer Universität. XX. Warschau 1899. Mit 1 Tafel. (Russisch.)

Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten Ber. Nat. Ges. Freiburg i. B. Bd. I. 1886.

C. van Bambeke, L'oocyte de Pholcus phalangoides. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique. Sér. 3. Tome XXXIII. No. 4. 1897.

—— Contribution à l'histoire de la constitution de l'oeuf. Arch. de Biolog. Tome XV. No. 4. 1898.

Van der Stricht, Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme. Anat. Anz. Centralbl. f. d. ges. Wiss. d. Anatomie. Jena 1898.

L. Will, Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von Nepa cinerea und Notonecta glauca. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885. p. 311.

Wilson, The cell in development and inheritance. New York 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ch, $ch_{,}$, $ch_{,,}$, Chitin;
cy, cyanophiler Kernstoff;
d, Dotter;
dk, Dotterkern;
dz, Ausführungsgang der Anhangsgeschlechtsdrüse;
drs, Ausführungsgang, Receptaculum seminis;
ek, Endkammer des Eierstockes;
fz, Follikelepithel;
gd, Anhangsgeschlechtsdrüse;
go, Geschlechtsöffnung;
kz, Kerne der embryonalen Eizellen;
nk, Kerne der Nährzellen;
nz, Nährzellen;
odr, Öffnung der Anhangsgeschlechtsdrüse;
ok, Kern der Eizelle;
ors, Öffnung, Receptaculum seminis;
ov, Eizelle;

ovd, $ovd_{,}$ Oviduct;
p, $p_{,}$ Peritoneum;
sp, Spermatozoon;
rs, Receptaculum seminis;
vg, Vagina;
vgz, $vgz_{,}$, Zellen, welche die Vagina auskleiden.

Tafel XLIV.

Fig. 1. Präparat des Eierstockes in toto.

Fig. 2. Präparat des Endtheiles der weiblichen Geschlechtsorgane.

Fig. 3. Ein Längsschnitt durch eine Kammer des Eierstockes in einem jungen Differenzirungsstadium der Geschlechtselemente.

Fig. 4 u. 5. Ein Längsschnitt durch dasselbe Organ in älteren Entwicklungsstadien der Geschlechtselemente.

Fig. 6. Ein Längsschnitt durch das Ei in dem Moment, wo die Nährzellen in das Ei eindringen. (Das Bild stellt einen Theil des Eies dar.)

Fig. 7 u. 8. Ein Längsschnitt durch das Ei, in dessen Innerem ein Dotterkern ist. Fig. 7 stellt einen Theil des Eies dar.

Fig. 9. Ein Längsschnitt durch das Abdomen an der Stelle, wo die weiblichen Geschlechtsorgane sich nach außen öffnen.

Fig. 10. Ein Längsschnitt durch den äußeren Gang der weiblichen Geschlechtsorgane; die Öffnung des Receptaculum seminis und der Geschlechtsdrüse sind sichtbar.

Die Fig. 2, 3, 4, 5, 7 und 8 sind mit dem Apparat Zeiss gezeichnet, mit Vergrößerung Mikroskop Reichert 2,8 und die Fig. 6, 9 und 10 Mikroskop Hartnack 3,8.

Über eine neue Holothuriengattung von Neuseeland.

Von

Adolf Reiffen.

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut zu Bonn.)

Mit Tafel XLV.

Arthur Dendy (1) beschreibt in seinen »Observations on the Holothurians of New Zealand« vier neue Arten: 1) *Cucumaria huttoni*, 2) *Colochirus ocnoides*, 3) *Colochirus calcarea*, 4) *Psolus macquariensis*. Zwei davon hat Ludwig (9) in seiner Bearbeitung der antarktischen Holothurien der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise auf Grund eigener Nachuntersuchungen näher besprochen mit dem Ergebnis, dass erstens die systematische Stellung der *Cucumaria huttoni* eine höchst zweifelhafte ist und weiterer Aufklärung bedarf, und dass zweitens *Psolus macquariensis* keineswegs in die Gattung *Psolus* gehört, sondern eine neue Gattung repräsentirt, der er den Namen *Pseudopsolus* beilegt. Von der dritten der vier Dendy'schen Novae species, *Colochirus calcarea*, hat Ludwig (10) kurz darauf in seiner Abhandlung über die von Plate an der chilenischen und patagonischen Küste und an Juan Fernandez gesammelten Holothurien gezeigt, dass sie mit Hutton's *Thyone brevidentis* (= *Colochirus brevidentis* Dendy) identisch ist.

Auf die vierte Art, *Colochirus ocnoides* Dendy, konnte Ludwig in der ersten eben angeführten Schrift aus Mangel an Material nicht näher eingehen; er bezweifelte aber, wie wir sehen werden, mit Recht ihre Zugehörigkeit zu *Colochirus* und stellte sie einstweilen zu *Cucumaria*. Später gelangte er durch Herrn Henry Suter in Christchurch (Neuseeland) in den Besitz von zwölf Exemplaren dieser seltsamen Art, von der ihr erster Beschreiber Dendy nur vier Exemplare zur Verfügung hatte. Sie stammen von dem gleichen Fundorte wie die DENDY'schen, nämlich von der Küste von New Brighton, Ostseite der Südinsel von Neuseeland. Herr Geheimrath Prof. Dr. LUDWIG war so freundlich, mir diese seltenen Stücke zu einer eingehenden Untersuchung anzuvertrauen.

1. Äußere Beschreibung.

Die zwölf mir zur Verfügung stehenden Exemplare haben eine Länge von 60—120 mm, sind im Mittelleib am dicksten, bis 10 mm, und nach beiden Enden zu verjüngt. Das von DENDY untersuchte Exemplar war ca. 53 mm lang. Von zwei anderen giebt er an, dass das eine etwas weniger, das andere etwas mehr als doppelt so lang als das erste war. Das Vorderende ist bei eingestülptem Vordertheil (SEMPER'scher Rüssel) abgestutzt, das Hinterende stärker verjüngt und rundlich zugespitzt. Es lassen sich deutlich drei Körperabschnitte von einander unterscheiden: Vorder-, Mittel- und Hinterleib. Bei allen Exemplaren sind Vorder- und Hinterleib, wenn auch in verschieden starkem Maße, aufwärts gebogen, so dass die Konvexität der dadurch bedingten Körperkrümmung dem mittleren ventralen Radius entspricht. Mund- und Kloakenöffnung liegen endständig. Nach DENDY sind beide von einigen »irregular nodules« umstellt. Bei näherer Betrachtung erweisen sich die in der Gegend der Mundöffnung gelegenen Gebilde als dreieckige Kalkplatten, die wegen ihrer radialen Stellung als Pseudooralklappen (vergl. LUDWIG [8] p. 140) zu bezeichnen sind, die aber nicht die Mundöffnung selbst umgeben, sondern unmittelbar hinter dem Rüsselabschnitt der Körperhaut angeheftet sind und nach Einstülpung des Rüssels die dadurch entstandene Öffnung in Gestalt einer fünfstrahligen Rosette überdachen. Die in der Umgebung der Kloakenöffnung sich befindlichen »nodules« sind in Wirklichkeit Ambulacralpapillen, die an ihrer Basis von Kalkschuppen, die wir als Papillarschuppen bezeichnen wollen, umstellt sind. Die Mundhaut ist von dem aus zehn Tentakeln bestehenden Tentakelkranze umgeben. Sie erhebt sich in ihrer Mitte zu einem kleinen Hügel, der eine Einsenkung, die Mundöffnung, aufweist. Die Tentakel sind baumförmig verzweigt, die beiden ventralen wesentlich kleiner als die übrigen acht. Zwischen den beiden dorsalen Tentakeln liegt die Geschlechtsöffnung auf einer winzigen Genitalpapille. Die Tentakel füllen in eingezogenem Zustand den ganzen Tentakelvorhof aus. Fühlerstämme und Mundhaut sind dunkel pigmentirt. Die Haut ist dick, beschuppt und in Folge reichlicher kalkiger Einlagerungen äußerst derb und starr. Im Vorder- und Hinterleib sind die Schuppen dachziegelförmig über einander gelagert und mit ihren freien Enden nach dem Mund bezw. After hin gerichtet; im Mittelleib ist die Anordnung der Schuppen weniger regelmäßig. Im Rüsselabschnitt ist die Haut viel dünner und entbehrt fast ganz der kalkigen Einlagerungen. Nach Dendy sind vollständig ausgebildete Füßchen auf die Ventralseite des mittleren Körperdrittels beschränkt und hier in drei »crowded ambulacral bands« angeordnet. Auf der Dorsalseite finden sich nach ihm Papillen, »irregularly scattered over the dorsal surface, but chiefly on the ambulacral areas«. In Wirklichkeit sind die Füßchen auf den Mittelleib beschränkt, aber nicht nur auf dessen Ventralseite, sondern auch die von Dendy für Papillen gehaltenen Ambulacralanhänge der Dorsalseite erweisen sich als vollständig ausgebildete, mit Saugscheibe und Ampulle versehene Füßchen. Die Füßchen sind nur auf die Radien vertheilt, und zwar im mittleren ventralen Radius in einer deutlich erkennbaren zweizeiligen Längsreihe; im linken und rechten ventralen Radius ist diese Zweizeiligkeit weniger deutlich, im linken und rechten dorsalen Radius wegen der geringen Zahl und der unregelmäßigen Anordnung der Füßchen überhaupt nicht zu erkennen. Die Zahl der Füßchen beträgt im mittleren ventralen Radius 80—100, im linken und rechten ventralen Radius je 100—120, im linken und rechten dorsalen Radius nur je 15—20. Alle Füßchen, ventrale wie dorsale sind mit Saugscheiben versehen, die einen Durchmesser von ca. 0,18 mm haben. Im Vorder- und Hinterleib fehlen die Ambulacralfüßchen vollständig, nur in der Umgebung der Mund- und Kloakenöffnung stoßen wir auf Überreste von Füßchen, die wir bei Betrachtung des Wassergefäßsystems eingehender behandeln werden. Die Farbe des lebenden Thieres ist an dem konservirten Material natürlich nicht zu erkennen, jedenfalls scheint der Mittelleib stärker gefärbt gewesen zu sein als die übrigen Körpertheile, besonders stark die Füßchen, so dass diese sich trotz ihrer verhältnismäßig geringen Größe deutlich abheben. Der Mittelleib des konservirten Thieres ist röthlichbraun, Vorder- und Hinterleib weißgrau. Fig. 1 stellt eine solche Holothurie mit eingezogenem Rüssel dar.

Eins von den Dendy'schen Exemplaren zeigte die Eigenthümlichkeit, dass statt der beiden ventralen Tentakel die beiden dorsalen sich durch eine geringere Größe von den übrigen unterschieden, während die beiden ventralen vollständig ausgebildet waren. Aus der weiteren Beschreibung geht hervor, dass das Exemplar verletzt war, worauf vielleicht, wie auch Dendy vermuthet, die Degeneration der beiden dorsalen Fühler zurückzuführen ist. Jedenfalls ist diesen von der allgemeinen Regel abweichenden Verhältnissen kein größerer Werth beizulegen.

2. Anatomie.

Bevor ich mich der Anatomie zuwende, muss ich erwähnen, dass ich auf die histologischen Verhältnisse wegen der dafür ungeeigneten Konservirung des Materials leider nicht näher eingehen konnte.

Die Haut, deren Kalkreichthum und dadurch bedingte Starrheit schon oben erwähnt wurden, besteht aus einer feinen Cuticula, einem einschichtigen Epithel und einer die Kalkkörperchen enthaltenden Lederhaut. Nach innen von der Lederhaut liegt eine vielfach als Ringmuskulatur bezeichnete Schicht, wofür wir aber besser die Bezeichnung Quermuskulatur anwenden, da diese Muskelschicht in den fünf Radien unterbrochen ist und in Folge dessen keinen geschlossenen Ring bildet.

Die in der Lederhaut gelegenen Kalkgebilde sind von DENDY nur kurz behandelt; auch sind einige zum Theil jedoch wenig instruktive Zeichnungen von den verschiedenen Formen beigegeben, vgl. DENDY (1) Taf. IV, Fig. 35—42. Die Kalkkörper sind in den verschiedenen Körperregionen sehr verschieden gestaltet. Die größten messen ca. 1 mm im Durchmesser und bestehen aus zwei oder mehreren über einander gelagerten und durch Trabekeln mit einander verbundenen, netzförmigen Platten. Fig. 2 stellt ein Stück eines solchen aus nur zwei über einander gelagerten netzförmigen Platten bestehenden Kalkkörpers dar. Diese Kalkgebilde finden sich fast in der ganzen Haut verbreitet; sie fehlen nur den Fühlern, Ambulacralfüßchen und der Haut des Rüssels. DENDY (1) beschreibt diese Kalkkörper folgendermaßen: »The principal spicules are large and small, flat, reticulate, plates or scales, measuring up to about 1 mm in diameter, and varying from oval to roundedly triangular in outline.« Dass sie aus mehreren über einander gelagerten netzförmigen Platten bestehen, scheint er übersehen zu haben. Er fährt fort: »In addition to these, there are small reticulate cups ...... with the marginal projections represented merely by blunt warts. These cups measure about 0,054 mm in diameter. Perforated rods occur.« Bevor wir auf die reticulate cups und perforated rods DENDY's eingehen, wollen wir die Haut des Rüssels auf die Anwesenheit von Kalkkörpern untersuchen. Sie zeigt in dieser Beziehung ein sehr eigenthümliches Verhalten. Dass die Haut hier wesentlich dünner ist als in den übrigen Körperregionen, wurde schon oben erwähnt. Während in der ganzen übrigen Körperhaut die Kalkgebilde dicht gedrängt liegen, finden wir diesen Hauttheil im Allgemeinen frei von kalkigen Einlagerungen, nur an vereinzelten Stellen kommen wenige Übergangsformen zu den noch zu besprechenden Fühlerstützstäbchen darstellende Kalkkörperchen vor, die mit ihrer Längsachse quer zur Längsachse des Thieres gerichtet sind. Die Rückbildung der Kalkgebilde in diesem Hauttheil — denn es ist keinem Zweifel unterworfen, dass auch an dieser Stelle die Kalkkörper einst reichlicher vertreten waren, — ist darauf zurückzuführen, dass diese hier nicht allein als Schutzvorrichtungen, als was wir lediglich die Anwesenheit von Kalk in der Haut zu betrachten haben, überflüssig geworden sind, sondern dass sie beim Ein- und Ausstülpen des SEMPER'schen Rüssels sogar hinderlich sein, vielleicht sogar die Ein- und Ausstülpung geradezu unmöglich machen würden. Die Einstülpung des Rüssels, wodurch dieser unter den äußerst widerstandsfähigen Theil der Körperwand zu liegen kommt und von der Außenwelt abgeschlossen wird, vermag dem Thiere größere Sicherheit gegen äußere Feinde zu geben als eine auch an der Einstülpungsstelle stark kalkhaltige Haut.

Außer den genannten Kalkgebilden kommt noch eine wesentlich abweichende Form vor (Figg. 3—7), besonders zahlreich in der Haut des Mittelleibes, nur ganz vereinzelt in der des Vorder- und Hinterleibes. Diese Kalkkörperchen sind viel kleiner, 0,05—0,055 mm im Durchmesser, näpfchenförmig und variiren ziemlich stark unter einander. Sie bestehen aus einem **X**-förmigen, zuweilen nur dreistrahligen Gebilde, das sich konvex gebogen hat, und dessen freie Enden durch einen Kranz verbunden sind. Sehr häufig ist der Kranz, besonders an der Außenseite, mit mehr oder weniger zahlreichen Dornen und Warzen versehen. Einige Formen sind komplicirt durch eine in der Ebene des Kranzes gelegene, stäbchen- oder kreuzförmige Überbrückung des Näpfchenhohlraumes (Figg. 6 und 7). Diese Näpfchen sind die »reticulate cups« DENDY's. Sie liegen stets außerhalb der vorhin erwähnten Kalkkörper; das **X**-förmige oder dreistrahlige Gebilde ist nach innen, der Kranz nach außen gerichtet. Die im Vorder- und Hinterleib gelegenen Näpfchen sind dünner und weniger bedornt. Man kann sich dies vielleicht daraus erklären, dass Vorder- und Hinterleib aus dem Schlamm hervorragen, also größerer Reibung ausgesetzt sind als der im Schlamm verborgene Mittelleib. Die Folge von dieser Reibung ist die Verminderung der in der alleräußersten

Hautschicht liegenden Näpfchen und da, wo sie noch vorhanden sind, das Fehlen der nach außen gerichteten Dornen.

Die von Dendy als »perforated rods« bezeichneten Kalkkörper sind auf die Füßchen und Fühler beschränkt (vgl. Dendy [1] Taf. IV, Figg. 36—40). In den Füßchen finden wir langgestreckte, mehr oder weniger durchbohrte Platten und Stäbe, die sich der Rundung der Füßchenwand angepasst haben und mit ihrer konvexen Seite nach außen gerichtet sind. Mit ihren Längsachsen liegen diese als Stützstäbchen bezeichneten Gebilde quer zur Längsachse der Füßchen. Sie sind durchschnittlich 0,2 mm lang, in der Mitte breiter als an den Enden. An ihrer konvexen Seite sind sie oft mit dornigen oder zackigen Auswüchsen versehen. Wegen der großen Zahl der vorhandenen Stützstäbchen ist die Kontraktilität der Füßchen nur eine beschränkte. In Rücken- und Bauchfüßchen kommen einander ganz ähnliche Stützstäbchen vor, doch kann man wohl sagen, dass die der Rückenfüßchen durchweg kleiner und zierlicher als die der Bauchfüßchen sind. Kalkige Endscheiben sind in den Füßchen nicht zur Ausbildung gelangt. Die Kalkkörper der Fühler weisen ähnliche Formen wie die der Füßchen auf. Im Basaltheile der Fühler sind die Stützstäbchen wesentlich größer und stärker als in den Endverzweigungen (Fig. 9). Im Fühlerstamm haben sie eine Länge von ca. 0,36 mm und werden nach der Spitze zu immer kleiner, bis ca. 0,047 mm. Nicht selten hat sich an der konvexen Seite der Fühlerstützstäbchen ein Fortsatz gebildet, so dass ein dreistrahliges Kalkkörperchen entstanden ist (Fig. 8). Außer diesen Stützstäbchen finden wir in den Fühlern vereinzelte winzige, äußerst stark gezackte, durchlöcherte Plättchen vor, die einen Durchmesser von ca. 0,02 mm haben (Fig. 10). Wie die Füßchen sind auch die Fühler mit reichlichen kalkigen Einlagerungen versehen und zwar bis in die äußersten Endverzweigungen. Die Stützstäbchen werden allseitig nach dem Rande zu dünner, die großen Kalkplatten aber nur an der Seite, an welcher sie von der nächstfolgenden überragt werden. Durch dieses Dünnerwerden der Kalkkörper nach dem Rande zu wird die Kontraktion der Füßchen und der Haut wesentlich erleichtert.

Die Entwicklung der Kalkkörper ist die bekannte. Ursprünglich haben wir ein einfaches Kalkstäbchen, aus dem durch an beiden Enden erfolgte Gabelung ein kreuzförmiges Gebilde entsteht, das sog. Primärkreuz. Zuweilen wird aus einem solchen Kreuz durch Verwachsung der Enden ein einfaches, mit drei oder vier Löchern versehenes Kalkplättchen gebildet, meist jedoch kommt es durch weitere

Verzweigung der vier Kreuzenden zur Bildung größerer Platten, die mit mehr oder weniger zahlreichen Öffnungen versehen sind. Auf der nächsten Entwicklungsstufe sehen wir auf einer solchen Platte balkenförmige Erhebungen, die sich parallel zur Basalplatte verzweigen und durch Verbindung ihrer Äste eine zweite Platte bilden, die mit der ersten in Verbindung bleibt. Durch Wiederholung desselben Vorganges entstehen die zuerst erwähnten Kalkkörper. Die Stützstäbchen und Näpfchen haben schon auf einer ziemlich frühen Entwicklungsstufe ihr Wachsthum vollendet.

Von der Muskulatur der Haut sind außer den Quermuskeln die in den fünf Radien angeordneten Längsmuskeln zu erwähnen, von denen sich im vorderen Körperdrittel je ein Retraktor abspaltet. Die Längsmuskeln erstrecken sich der ganzen Körperwand entlang, biegen im vorderen Körpertheile zum Schlundkopf um und sind hier an den Radialien des noch zu besprechenden Kalkringes angeheftet. Die von den Längsmuskeln abgespalteten Retraktoren heften sich ebenfalls hier an. Die Anheftungsstellen der Längsmuskeln sind mit denen der zugehörigen Retraktoren verschmolzen. Die Retraktoren haben eine besonders starke Ausbildung erfahren, da sie den Rüssel einzuziehen, mithin eine ganz ansehnliche Arbeit zu leisten haben. Sie sind verhältnismäßig kurz und vereinigen sich noch in der ersten Hälfte des ersten Körperdrittels mit den Längsmuskeln. Kurz vor der Vereinigung sind die Retraktoren mit den zugehörigen Längsmuskeln durch eine Bindegewebsmembran verbunden. Die Retraktoren sind ihrer Länge nach ungetheilt, ebenfalls die Längsmuskeln, letztere jedoch mit Ausnahme ihres dem Schlundkopf anliegenden Theils. Die Längsmuskeln sind vom Schlundkopf bis zur Vereinigungsstelle mit den Retraktoren weniger stark entwickelt, nehmen dann aber bedeutend an Dicke zu. Die von HÉROUARD (4) angegebene und von MORTENSEN (11) wenigstens für die Retraktoren bestätigte Anordnung der Längsmuskelfasern in von Bindegewebe umhüllte Bündel, die auf Querschnitten unregelmäßige Kreise bilden, trifft für diese Dendrochirotenart nicht zu.

Außer der Quer- und Längsmuskulatur der Haut sind die in der Umgebung des Mundes und des Afters gelegenen, deren Schließung bewirkenden Sphinkter zu erwähnen, die allerdings auf Theile der allgemeinen Quermuskulatur zurückzuführen sind. Im hinteren Körperende nehmen die Längsmuskeln allmählich an Dicke ab, bis sie schließlich kurz vor dem After ganz verschwinden. Hinter dieser Stelle befindet sich der Analsphinkter.

Über das Nervensystem konnten genauere Studien nicht angestellt werden. Der Ringnerv liegt in kurzem Abstande von der Mundöffnung. In jeden Radius entsendet er je einen Radialnerven, der mit dem radialen Wasser- und Blutgefäß, von letzterem durch den noch zu besprechenden Pseudohämalkanal getrennt, den Schlundkopf entlang nach vorn verläuft, um sich hier mit den ihn begleitenden Kanälen zur Körperwand zu begeben. In jeden Fühler entsendet der Ringnerv je einen wohlentwickelten, abgeflachten Fühlernerven. Andere vom Ringnerven entspringende Nerven sind nicht deutlich zu sehen, deutlicher wieder die Abzweigungen der Radialnerven in die Füßchen, in die reducirten Mundpapillen und in die Analpapillen, auf die wir bei Betrachtung des Wassergefäßsystems näher zu sprechen kommen. Die Radialnerven sind in zwei durch eine Bindegewebsplatte von einander getrennte Schichten getheilt, in eine dünne innere und eine dickere äußere Schicht, das innere und äußere Nervenband. Zwischen Nerv und Blutgefäß befindet sich ein ziemlich weitlumiger Pseudohämalkanal, an der anderen der Lederhaut zugekehrten Seite des Nerven ein Epineuralkanal.

Der den Schlundkopf umgebende Kalkring (Fig. 24) ist von DENDY (1) nicht gut wiedergegeben worden. Er besteht aus zehn Gliedern, fünf Radialien und fünf Interradialien. Die Radialia sind von DENDY (1, Taf. IV, Fig. 34) als aus zwei Stücken bestehend, gezeichnet worden, doch scheint ihm dies selbst zweifelhaft, denn er fügt hinzu: »but this is probably due to accidental fracture, caused by the excessive contraction of the muscles«. Sowohl Radialia als auch Interradialia bestehen thatsächlich aus nur je einem Stück, sie sind Y-förmig und mit der Gabel nach hinten gerichtet. DENDY hat übersehen, dass die Radialia vorn zweispitzig sind, allerdings sind die Spitzen sehr kurz, doch ist immerhin die sie trennende Einkerbung deutlich zu erkennen. In dieser Einkerbung liegt der Radialkanal des Wassergefäßsystems. Die Radialia sind schmal, dünn, in Folge dessen leicht zerbrechlich und ca. $2^1/_2$ mm lang, die Interradialia kurz, dick und ca. $1^1/_2$ mm lang; die Radialia reichen vorn und hinten über die Interradialia hinaus, hinten jedoch in viel stärkerem Maße als vorn. Formunterschiede der dorsalen und ventralen Kalkringglieder sind nicht wahrzunehmen. Längsmuskeln und Retraktoren sind an der Außenseite der vorderen Radialtheile angeheftet. An diesen Anheftungsstellen sind an den Radialien Vertiefungen zu bemerken.

Die Anordnung des Wassergefäßsystems ist die gewöhnliche. Vom

Ringkanal, der den Ösophagus hinter dem Kalkring in geringem Abstande von diesem umgiebt, entspringen fünf Hauptkanäle mit weitem Lumen, die sich der Innenseite der Radialia anlegen, eine Poli'sche Blase und ein Steinkanal. Innerhalb des Kalkringes verzweigen sich die Hauptkanäle in je drei Äste, von denen der mittlere und englumigste das Radialgefäß darstellt, während die beiden anderen je einen Fühler versorgen. Die Fühlerkanäle erweitern sich bald und sind an dieser Stelle mit einem Ventilapparat, sog. Semilunarklappen, versehen. Der erweiterte Theil des Fühlerkanals weist eine nach hinten gerichtete Aussackung, eine Ampulle, auf, die zwischen den Kalkringgliedern eingebettet ist. Fig. 25 stellt die Verzweigung der Hauptkanäle und die soeben geschilderte Gestalt der Fühlerkanäle schematisch dar. Der erweiterte Theil des Fühlerkanals mit seinem Blindsack ist demnach mit einem unten geschlossenen Rohr zu vergleichen, in welches seitlich der schmale Anfangstheil des Fühlerkanals mündet. Die Mündungsstelle, an der zwei Semilunarklappen zur Regulirung des Wasserstroms angebracht sind, bezeichnet das obere Ende der Fühlerampullen, die bei allen Dendrochiroten schwach ausgebildet sind, wenigstens nicht frei in die Leibeshöhle hineinragen. Ob die Ursprungsstellen der Fühlerkanäle aus dem Hauptkanal einander gegenüber liegen, oder ob der eine Fühlerkanal weiter hinten aus dem Hauptkanal entspringt als der andere, entzog sich meiner Beobachtung, doch ist zu vermuthen, dass die Fühlerkanäle alternirend aus dem Hauptwassergefäß entspringen, wie die Füßchenkanäle aus dem Radialgefäß. Die Radialgefäße begleiten den Schlundkopf, begeben sich vorn zur Körperhaut und erstrecken sich in geradem Verlaufe der Haut entlang bis in die Aftergegend. Im mittleren Körpertheil entsenden die Radialkanäle in jedes Füßchen je einen blindgeschlossenen Füßchenkanal, der zunächst parallel mit der Quermuskulatur des Körpers verläuft und sich dann zum Füßchen hin umbiegt. An der Umbiegungsstelle liegt die frei in die Leibeshöhle hineinragende Ampulle, an deren Basis ich vergeblich nach Semilunarklappen gesucht habe. Im Vorder- und Hinterleib, wo die Füßchen fehlen, fehlen auch die Abzweigungen der Radialkanäle.

An der hinteren Grenze des Rüssels finden wir an der Körperwand fünf nach vorn gerichtete kalkige Vorsprünge der Haut, die man, wie wir oben gesehen haben, als Pseudooralklappen zu bezeichnen hat. Diese legen sich, wie schon erwähnt, bei eingestülptem Rüssel in Gestalt einer fünfstrahligen Rosette über die entstandene

Öffnung und verhindern so das Eindringen in dieselbe. Diese Pseudooralklappen hat man keineswegs als bloße Kalkgebilde aufzufassen, sondern bei näherer Betrachtung in einer Schnittserie bemerkt man, dass eine jede solche Klappe von mehreren von je einem Nervenstrang begleiteten Kanälchen durchzogen ist, in denen man Anhänge des Wassergefäßsystems erkennt. Verfolgt man diese Kanälchen, so findet man, dass sie einerseits mit je einem radialen Wassergefäß in Verbindung stehen, und zwar an dessen Umbiegungsstelle vom Schlundkopf zur Körperwand, dass sie andererseits am vorderen Ende der Pseudooralklappe blind verlaufen und hier von einer Ausbreitung des begleitenden Nerven, wahrscheinlich einem Sinnespolster, überdeckt sind, dass also die Pseudooralklappen auch als Tastorgane zu betrachten sind. An ihrer Ursprungsstelle sind die in die Pseudooralklappen hinein sich erstreckenden Wassergefäßkanälchen mit winzigen Ampullen versehen. Die Anzahl dieser Kanälchen in den einzelnen Klappen ist verschieden; in zwei von den fünf Klappen des in einer Schnittserie untersuchten Exemplars sind je vier, in den drei anderen nur je drei Kanälchen ausgebildet.

Aus dem soeben Geschilderten erhellt, dass wir es in den Pseudooralklappen mit aus Kalkkörperchen und rückgebildeten Ambulacralfüßchen zusammengesetzten Gebilden zu thun haben, die erstens die nach der Einstülpung des Rüssels entstandene Öffnung zu überdachen und zu schützen haben, die aber zweitens auch als Tastorgane fungiren.

Betrachten wir eine Hinterendschnittserie, so stoßen wir auch, und zwar in unmittelbarer Umgebung der Kloakenöffnung auf Anhänge des Wassergefäßsystems, doch sind diese nicht so weit rückgebildet wie die in der Umgebung des Mundes. Sie stellen ganz unverkennbare Ambulacralpapillen dar, die in ihrer Wandung Kalkkörperchen enthalten. Im Allgemeinen finden wir in jedem Radius je eine Analpapille erhalten. Der ziemlich weitlumige Papillenkanal entspringt seitlich vom Radialgefäß kurz vor dessen blindem Ende. Sobald der Papillenkanal das Radialgefäß verlassen hat, durchbricht er die Haut und erstreckt sich in der Kalkkörperschicht derselben nach hinten in die über die Haut hinausragende Analpapille. Die Papille vermag sich zwischen vier ihre Basis umgebende Kalkschuppen zurückzuziehen, die wir oben als Papillarschuppen bezeichnet haben. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Analpapillen auf Ambulacralfüßchen zurückzuführen sind. In jedem Radius ist nur je eine Papille ausgebildet, oder, sagen wir besser, erhalten geblieben, und zwar ist es in einigen Radien die der einen, in den anderen die der anderen Seite. Vier Hinterenden, die ich in Schnittserien untersuchte, zeigen in Bezug auf die Anwesenheit der Analpapillen das eben angeführte Verhalten, nur bei einem Exemplar sind in einem einzigen Radius zwei Papillen ausgebildet. Wahrscheinlich ist dies der mittlere ventrale Radius. In den anderen Fällen ist auch im mittleren ventralen Radius nur je eine Papille erhalten, zuweilen die linke, zuweilen die rechte, in den übrigen Radien immer die dem ventralen Radius zugekehrte Papille.

Dendy (2) fand zwei Arten von Analpapillen in der Umgebung der Kloakenöffnung von *Caudina coriacea* Hutton. Die einen beschreibt er als »five blunt radially-placed projections, which contain abundant spicules«, die anderen als »five radially-situated groups of anal tentacles, containing branches of the radial nerves and of the radial ambulacral vessels, with loosely scattered spicules in their walls«. Die ersteren bezeichnet er als »anal teeth«. Die »anal tentacles« sind »doubtless homologous with the tube-feet of typical Holothurians, which have undergone a change of function and now serve as tactile organs«. Zu der in den letzten Worten ausgesprochenen Vermuthung kommt er durch eine Beschreibung Gerould's (3), nach welcher *Caudina arenata* oft im Sand verborgen ist und nur das Hinterende daraus hervorstreckt.

Die von Dendy als »anal teeth« bezeichneten Vorsprünge der Haut entsprechen unseren Papillarschuppen. Sie sind wie diese Kalkgebilde, die in keiner Beziehung zum Wassergefäßsystem stehen und desshalb auf die Bezeichnung Analpapillen, welche Dendy auch für sie angewandt hat, keinen Anspruch haben. Die »anal tentacles« entsprechen unseren Analpapillen. Vergleichen wir das Hinterende von *Caudina coriacea* mit dem unserer Art, so finden wir in Bezug auf die Anordnung der Analpapillen und Papillarschuppen einen wesentlichen Unterschied. Im ersten Falle ist in jedem Radius je eine Gruppe von Analpapillen, aber nur eine einzige Papillarschuppe ausgebildet, welche sich nach der Kontraktion der Papillen wahrscheinlich über diese hinüberlegt. In dem anderen Falle sind dagegen in jedem Radius im Allgemeinen nur je eine Papille, aber je vier Papillarschuppen ausgebildet, zwischen welche sich die Papille wie in eine Röhre zurückzuziehen vermag.

Fassen wir das über die Ambulacralanhänge Gesagte zusammen, so kommen wir zu dem Schluss, dass wir es hier mit einer phylogenetisch jüngeren Art zu thun haben. Ursprünglich sind die Füßchen auch im Vorder- und Hinterdrittel der Radien vorhanden gewesen, und zwar in einer zweizeiligen Reihe. Nachdem sich der Vorder- und Hinterleib nach oben gebogen hatten, wurden dort die Füßchen überflüssig und verfielen desshalb einer allmählichen Reduktion. Eine solche Reduktion ist auch auf dem Rücken des Mittelleibes zu beobachten, doch besteht hier die Reduktion nur in der Ausbildung einer weit geringeren Anzahl von Füßchen als im ventralen Mittelleib. Im Vorder- und Hinterleib haben sich Ambulacralanhänge in Gestalt von Papillen zum Schutze der sich hier befindlichen Öffnungen und als Tastorgane erhalten, doch haben die Mundpapillen eine weitere Rückbildung erfahren und sind in die durch Verwachsung mehrerer Kalkkörper entstandenen Pseudooralklappen eingeschlossen worden.

Die Poli'sche Blase ist stets in der Einzahl vorhanden und liegt im linken ventralen Interradius. Sie ist ca. 7 mm lang, schlauchförmig, je nach dem Kontraktionszustand mit oder ohne kugelige Auftreibung kurz vor ihrer Mündung in den Ringkanal.

Der Steinkanal verläuft S-förmig vom Ringkanal zum Ausführungsgang der Geschlechtsorgane und ist mit diesem in das dorsale Mesenterium eingelagert. An seinem freien Ende trägt er ein verhältnismäßig großes, krauses Madreporenköpfchen. Die Wandung des Steinkanals weist keine kalkigen Bestandtheile auf. Innerhalb des Madreporenköpfchens verzweigt sich der Steinkanal in mehrere Kanälchen, die die Kommunikation mit der Leibeshöhle herstellen.

In der Wandung des Wassergefäßsystems, besonders deutlich in der der Fühler, kann man folgende Schichten unterscheiden: Ein inneres Epithel, eine Bindegewebsschicht und eine ausschließlich aus Längsmuskelfasern bestehende Muskelschicht. In der Wand der Fühler kommt dazu die eine Fortsetzung der Körperhaut darstellende, aus Cutis, Epithel und Cuticula bestehende Haut. Zwischen der Haut und der Längsmuskelschicht der Fühler befindet sich eine wahrscheinlich eine Fortsetzung der Leibeshöhle darstellende Lakune. In dieser Lakune liegt an der der Mundöffnung zugewandten Seite des Fühlerkanals der Fühlernerv. Außerhalb der Längsmuskelschicht ist, wieder besonders deutlich in den Fühlern, die elastische Membran nachzuweisen. Näheres über diese Membran findet man bei Th. Mortensen (11). Mortensen fand bei *Cucumaria glacialis* (Ljungmann) das ganze Wassergefäßsystem von einer elastischen Membran überkleidet, die überall der Muskelschicht direkt auflag. Da für die

Ophiuriden, Asteriden und Echiniden dasselbe nachgewiesen ist, glaubt er es hier mit einem »allen Echinodermen gemeinsamen histologisch-anatomischen Charakter« zu thun zu haben. Die elastische Membran in den Fühlern kann ich bis in den Ringkanal verfolgen; ebenfalls deutlich ist sie in der Wand des Steinkanals und der Analpapillen zu sehen.

Der Darm mit seinen Schlingen zeigt die gewöhnliche Anordnung. Zunächst ist er bis zum Mittelleib nach hinten gerichtet, kehrt, nachdem er sich hier vielfach gewunden und, mit den Genitalschläuchen einen dichten Knäuel bildend, den Mittelleib ausgefüllt hat, zurück nach vorn, zuweilen bis in die Gegend des Schlundkopfes. Von hier verläuft er fast gestreckt bis zum After. Der Ösophagus ist kurz und ragt nur wenig über den Ringkanal hinaus; er erweitert sich in den 4 mm langen und $1^1/_2$—2 mm breiten Magen. Der auf den Magen folgende Darmabschnitt, der Dünndarm, ist der bei Weitem längste Theil des Darmtractus. Bereits am Anfang des letzten Körperdrittels mündet der Dünndarm in den durch zahlreiche Aufhängefäden an der Körperwand befestigten Enddarm, von dem die Kiemenbäume ihren Ursprung nehmen, wesshalb man für ihn gewöhnlich die Bezeichnung Kloake anwendet. An der Speiseröhre kann man zwei Abschnitte unterscheiden, einen vorderen, weiteren, und einen hinteren, engeren, vom Wassergefäßring umgebenen, die man als Mundhöhle bezw. Speiseröhre im engeren Sinn bezeichnet. Nach DENDY's Zeichnung (vgl. DENDY [1], Taf. IV, Fig. 33) scheint der Übergang der Speiseröhre in den Magen ein plötzlicher zu sein. Bei den von mir untersuchten Exemplaren ist dies nicht der Fall, auch ist keine Spur von einer inneren ringförmigen Querfalte zu sehen. Innen ist die Speiseröhre mit verhältnismäßig hohen Längsfalten versehen, die nach vorn zu an Höhe abnehmen und sich nach hinten in den Magen fortsetzen, auch hier an Höhe abnehmend, dafür aber an Breite zunehmend. Innerhalb des Schlundkopfes ist die Speiseröhre bezw. die Mundhöhle durch zum Kalkring gehende und den zur Leibeshöhle gehörigen Schlundsinus durchziehende Bindegewebsstränge suspendirt. Die äußere Oberfläche des Ösophagus ist mehr oder weniger glatt. Der auf den Ösophagus folgende Magen ist leicht erkennbar. Während der übrige Darmtractus nur ca. 1 mm dick ist, erreicht der Magen eine Dicke von $1^1/_2$—2 mm. Mikroskopisch ist er wie bei den meisten Dendrochiroten an der besonders stark ausgebildeten Muskelschicht zu erkennen, wesshalb man auch den von JOH. MÜLLER stammenden Ausdruck Muskelmagen anwenden kann. Die an der

Innenseite des Magens gelegenen Längsfalten sind schon oben erwähnt. Der auf den Magen folgende und von diesem sich scharf absetzende Dünndarm, der bei Weitem längste Theil des Darmtractus, zeichnet sich durch die Dünnheit seiner Wandung aus. Seine äußere Oberfläche ist theilweise glatt, theilweise durch quere Einschnürungen unterbrochen. Innen ist der Dünndarm längsgefaltet. Die sich durch das ganze letzte Körperdrittel erstreckende Kloake ist ebenfalls in ihrem Inneren mit Längsfalten versehen; am Ende des Körpers, kurz vor der Außenöffnung, wird sie englumiger, und ihre Wandung tritt in Verbindung mit der Körperhaut durch radiär gerichtete, zu Bündeln vereinigte Muskelfasern, die eine Kommunikation zwischen der Quermuskulatur der Haut und ihrer Muskelschicht herstellen. Die Muskelbündel sind von Epithel überkleidet. DENDY (2) hat bei *Caudina coriacea* ähnliche Verhältnisse gefunden. Er sagt: »It will be seen, that the cloaca is attached to the bodywall by very numerous radiating bands of muscle. Each consists of a hollow cylinder of fibres running lengthwise side by side and covered externally by a thin layer of epithelium containing many conspicuous darkly-staining nuclei.« Die Körperhaut ragt etwas über die Kloakenöffnung hinaus und bildet hier einen Kloakenvorhof. Die Kloakenöffnung liegt in diesem Vorhof auf einer Art Papille. Der Sphinkter, der aus der verstärkten Muskelschicht der Wand des Vorhofes besteht, schließt in Wirklichkeit nicht die eigentliche Kloakenöffnung, sondern den Kloakenvorhof; freilich wird hierdurch auch die Kloakenöffnung gegen die Außenwelt abgeschlossen. Die in der Darmwand vorhandenen fünf Schichten, das innere Epithel, die innere Bindegewebsschicht, die innen aus Längs-, außen aus Ringmuskelfasern bestehende Muskelschicht, die äußere Bindegewebsschicht und das äußere Epithel sind in sämmtlichen Darmabschnitten zu erkennen. Die innere Oberfläche des Ösophagus und des Magens ist von einer deutlich sichtbaren, glashellen Cuticula überdeckt.

Oben wurde schon erwähnt, dass der Darm nicht gestreckt vom Mund zur Kloake verläuft, sondern auf diesem Wege zwei Biegungen macht. Dieses für alle Holothurien charakteristische Verhalten des Darmtractus erkennt man leicht, wenn man die Ansatzlinie des den Darm an die Körperwand befestigenden, netzförmigen Mesenteriums an der Körperwand verfolgt.

Lange Zeit hat man den für die Aspidochiroten charakteristischen Darm- bezw. Mesenterialverlauf auch bei den Dendrochiroten angenommen. Hiernach ist der erste Darmabschnitt mittels seines Mesenteriums im mittleren dorsalen Interradius, der zweite im linken dorsalen Interradius, und der dritte im rechten ventralen Interradius befestigt. Nach OESTERGREEN (12) hat der Darm bei den Dendrochiroten nur ausnahmsweise diesen Verlauf, und zwar nur bei der Gattung *Psolus.* Im Allgemeinen gehört hier das Mesenterium des dritten Darmabschnittes nicht dem rechten ventralen, sondern dem linken ventralen Interradius oder vielmehr dem mittleren ventralen Radius an, da es links von dem hier gelegenen Längsmuskel in dessen unmittelbarer Nähe nach hinten verläuft, zuweilen auch auf diesen hinaufrückt, zuweilen über diesen hinaus in den rechten ventralen Interradius hineingeht, doch auch hier in unmittelbarer Nähe des Längsmuskels bleibt, gewöhnlich jedoch bald wieder über den Längsmuskel in den linken ventralen Interradius zurückkehrt. Als weitere von OESTERGREEN (12) beobachtete Eigenthümlichkeit des Darmverlaufs ist zu erwähnen, dass der zweite Darmabschnitt zuweilen dicht neben dem ersten verläuft, sein Mesenterium aber im linken dorsalen Interradius befestigt ist. Bei *Thyone anomala* fand OESTERGREEN das Mesenterium des zweiten Darmabschnittes im mittleren dorsalen Interradius mit dem des ersten verschmolzen, so dass das ganze Mesenterium hier ein unten in zwei Blätter gespaltenes Gebilde darstellt.

In Übereinstimmung hiermit fand ich den zweiten Darmabschnitt dicht neben dem ersten nach vorn verlaufend, sein Mesenterium im linken dorsalen Interradius befestigt. An der Umbiegung des zweiten Darmabschnittes in den dritten, der vorderen oder zweiten Schenkelbiegung — die hintere oder erste ist die Umbiegung des ersten Darmabschnittes in den zweiten — überschreitet das Mesenterium den linken ventralen Radius und Interradius und verläuft im mittleren ventralen Radius links neben dem hier gelegenen Längsmuskel nach hinten bis zur Mündung in die Kloake.

Die Athmungsorgane, vielfach als Wasserlungen, besser als Kiemenbäume bezeichnet, bestehen aus zwei reich verzweigten, hohlen, dünnwandigen Stämmen, die getrennt zu beiden Seiten der Übergangsstelle des Dünndarmes in die Kloake in letztere münden. Die beiden Stämme erstrecken sich durch den ganzen Körper zwischen den Eingeweiden hindurch bis in die Gegend des Schlundkopfes. Sie sind ziemlich gleichmäßig ausgebildet, und wenigstens im Mittelleib reich verzweigt. Die Endverzweigungen endigen mit einer blasenförmigen Auftreibung. Die Wandung der Kiemenbäume besteht aus denselben Schichten wie die des Darmes, was daraus zu erklären ist, dass die Kiemenbäume als Ausstülpungen des Enddarmes zu betrachten sind.

Lange hat man angenommen, dass bei den Dendrochiroten der rechte Kiemenbaum im rechten dorsalen, der linke im linken ventralen Interradius gelegen sei. Oestergreen (12) hat auch dies nur als Ausnahme gefunden; im Allgemeinen liegen nach ihm die Kiemenbäume symmetrisch, der rechte im rechten dorsalen, der linke im linken dorsalen Interradius. Ausnahmen bilden die mehrstämmigen Kiemenbäume. Er führt die Verschiebung des linken Kiemenbaumes aus dem linken ventralen Interradius, wo er ursprünglich seine Lage hatte, in den linken dorsalen Interradius auf die Verschiebung des dritten Darmabschnittes aus dem rechten ventralen Interradius in den mittleren ventralen Radius zurück.

Die symmetrische Anordnung der Kiemenbäume kann ich bestätigen. Der rechte Kiemenbaum entsendet an seinem basalen Ende einen ventral gerichteten kurzen Nebenstamm, der linke deren zwei, die einander gegenüber liegen.

Die Genitalien bestehen aus einer Genitaldrüse und einem diese mit der Außenwelt verbindenden Genitalgang. Die Genitaldrüse wird von zwei Büscheln unverästelter Genitalschläuche gebildet, von denen der eine der linken, der andere der rechten Körperhälfte angehört. Die Genitalschläuche sind in solcher Anzahl und Länge vorhanden, dass sie den ganzen Mittelleib ausfüllen, oft sogar in den Vorder- und Hinterleib hinein sich erstrecken. Bei Weibchen, wenigstens bei geschlechtsreifen, haben sie ein perlschnurartiges, bei Männchen ein glatteres Aussehen. An ihrer Basis verjüngen sich die Genitalschläuche und münden dicht gedrängt in einen erweiterten, als Geschlechtsbasis zu bezeichnenden und im Anfang des zweiten Körperdrittels gelegenen Abschnitt des Genitalganges. Dieser ist dem dorsalen Mesenterium eingelagert und mündet auf einer genau in der Mediane des Rückens zwischen zwei Fühlern gelegenen Genitalpapille. Letztere scheint sich der Beobachtung Dendy's entzogen zu haben, wir finden sie bei ihm nicht erwähnt. Die Wandung der Genitalien besteht aus einem äußeren Epithel, einer Muskelschicht, einer Bindegewebsschicht und einem inneren Epithel.

Vom Blutgefäßsystem sind nur Einzelheiten zu erkennen. Der Blutgefäßring liegt dem Wassergefäßring unmittelbar an und entsendet nach vorn fünf Hauptblutgefäße, die sich den fünf Hauptwassergefäßen anlegen und mit diesen sich in je drei Theile, ein Radialblutgefäß und zwei Fühlerblutgefäße verzweigen. Doch ist zu bemerken, dass diese Gefäße nur in ihren Anfangstheilen zu erkennen und sonst nur in vereinzelten Schnitten zu beobachten sind. Nicht einmal das dorsale und das ventrale Darmgefäß sind zu verfolgen. Das ventrale Darmgefäß bezw. -geflecht liegt in einer den Magen und Dünndarm entlang sich erstreckenden Längsleiste, die eine Ausstülpung der äußeren Bindegewebsschicht dieser Darmtheile, natürlich von dem äußeren Epithel überdeckt, darstellt. Von allen anderen Gefäßen ist kaum eine Spur zu entdecken.

Der zur Leibeshöhle gehörige, auf der einen Seite vom Ösophagus, auf der anderen von Kalkring, Haupt-, Fühler-, Radialkanälen und Wassergefäßring begrenzte Schlundsinus kommunicirt mit der Leibeshöhle durch eine zwischen Wassergefäßring und Ösophagus liegende Ringspalte und durch fünf Öffnungen, die je vorn vom Kalkring, seitlich von den Hauptkanälen und hinten vom Wassergefäßring begrenzt werden. Zur Leibeshöhle gehören wahrscheinlich auch die schon erwähnten, als Pseudohämal- und Epineuralkanäle bezeichneten Lakunen. Der Pseudohämalkanal liegt zwischen Radialnerv und -Blutgefäß, der Epineuralkanal nach außen vom Radialnerven. Ob Pseudohämal- und Epineuralkanäle blind verlaufen oder mit der Leibeshöhle bezw. Schlundsinus kommuniciren, ist nicht zu erkennen. Bei anderen Holothurien ist von einigen Forschern ein solcher Zusammenhang beschrieben worden, andere lassen die betreffenden Kanäle in der Gegend des Nervenringes blind verlaufen.

Fassen wir kurz die wichtigsten anatomischen Verhältnisse zusammen:

1) Ausgebildete Ambulacralfüßchen, d. h. Füßchen mit deutlich erkennbarer Saugscheibe, finden sich im Gegensatz zu Dendy's Mittheilung auch auf der Dorsalseite des Mittelleibes, allerdings hier in weit geringerer Anzahl als auf der Ventralseite.

2) Die Kalkgebilde sind je nach den Körperregionen sehr verschieden gestaltet; die größten messen ca. 1 mm im Durchmesser, sind dachziegelförmig über einander gelagert und bestehen aus zwei oder mehreren über einander liegenden und durch Trabekeln mit einander verbundenen netzförmigen Platten. Außer diesen Kalkkörperchen kommen näpfchen- und stäbchenförmige vor.

3) Retraktoren und Längsmuskel sind ungetheilt, letztere mit Ausnahme des dem Schlundkopf anliegenden Theils. Retraktoren und Längsmuskeln sind kurz vor ihrer Vereinigung durch eine Bindegewebsmembran verbunden.

4) Die Radialia des Kalkringes bestehen, entgegen der Dendy-schen Mittheilung, aus nur einem Stück und sind an ihrem vorderen Ende eingekerbt. Interradialia kurz und dick, Radialia schmal, dünn und zerbrechlich. Dorsale und ventrale Kalkringglieder nicht von einander verschieden.

5) Im Vorder- und Hinterleib sind die Füßchen vollständig rückgebildet, nur vorn unmittelbar hinter dem Rüsselabschnitt und hinten in der Umgebung des Afters stoßen wir auf Füßchenreste. Vorn sind von den Füßchen nur die Kanäle mit den begleitenden Nerven erhalten, die in die hier gelegenen, aus Kalkkörperchen zusammengesetzten Pseudooralklappen eingelagert sind und diese dadurch auch zum Tasten befähigen. In der Umgebung der Kloakenöffnung sind einige Füßchen in Gestalt von Analpapillen erhalten, die zum Schutze von je vier Papillarschuppen umstellt sind, zwischen die sie sich zurückzuziehen vermögen. Im Allgemeinen ist in jedem Radius nur je eine Analpapille erhalten, deren Wassergefäß seitlich aus dem Endabschnitt des Radialgefäßes entspringt.

6) Die elastische Membran des Wassergefäßsystems ist deutlich zu erkennen.

7) Die Kloake nimmt das ganze letzte Körperdrittel ein. Die Muskelschicht der Kloake steht an ihrem hinteren Ende durch radiär gerichtete Muskelbündel mit der Quermuskulatur der Körperwand in Verbindung. Die Kloakenöffnung liegt im Kloakenvorhof auf einer Art Papille. Der Analsphinkter, der aus der verstärkten Muskelschicht der Wand des Vorhofes besteht, schließt nicht die eigentliche Kloakenöffnung, sondern den Kloakenvorhof.

8) Die Oestergreen'schen Angaben über den Mesenterialverlauf und über die Lage der Kiemenbäume bei den Dendrochiroten kann ich bestätigen.

9) Die Kiemenbäume münden getrennt in die Kloake.

10) Rechts und links ist ein Büschel unverästelter Genitalschläuche vorhanden. Die Genitalöffnung liegt auf einer winzigen Genitalpapille zwischen den beiden dorsalen Fühlern.

3. Beschreibung eines abnormen, sechsstrahligen Exemplars.

Eins meiner zwölf Exemplare zeichnete sich durch einen sechsstrahligen Bau des Körpers aus. Eine solche Sechsstrahligkeit ist zuweilen bei Holothurien beobachtet worden, doch ist sie immerhin als eine selten vorkommende Erscheinung zu betrachten, z. B. seltener als eine derartige Abweichung bei den Echinoiden, bei welchen sie schon im vorigen Jahrhundert durch KLEIN beobachtet und in seiner »Naturalis dispositio Echinodermatum« beschrieben wurde. LUDWIG (6) fand im Jahre 1880 unter 150 lebenden Exemplaren von *Cucumaria planci* von MARENZELLER fünf sechsstrahlig gebaute. Äußerlich war die Sechsstrahligkeit kenntlich durch die Ausbildung von sechs Doppelreihen von Füßchen, die dem Körper eine annähernd sechskantige Gestalt gaben. Von diesen sechs Ambulakren waren drei benachbarte durch etwas größeren Reichthum an Füßchen von den drei anderen unterschieden, und diese drei füßchenreichen Ambulakren durch zwei etwas schmälere Interambulacralbezirke ein wenig näher an einander gerückt. Dem entsprechend fand LUDWIG sechs Längsmuskel mit je einem Retraktor, zwölf Kalkringglieder und zwölf Fühler, von denen zwei sich durch geringere Größe von den übrigen unterschieden. Auf Grund einer eingehenden anatomischen Untersuchung konstatirte er, dass »*Cucumaria planci* dadurch sechsstrahlig geworden ist, dass sich ein sechster Radius und Interradius zwischen die beiden Radien ihres Biviums eingeschoben hat, und zwar häufiger links, seltener rechts von dem medianen Interradius«.

Bei dem erwähnten, von mir untersuchten Exemplar macht sich der sechsstrahlige Bau äußerlich dadurch bemerkbar, dass vier benachbarte, gut ausgebildete und zwei weniger deutliche Ambulakren vorhanden sind. Diese sechs Ambulakren sind gleich weit von einander entfernt. Da bei fünfstrahligen Exemplaren nur drei Ambulakren mit zahlreichen Füßchen vorkommen, so ist zu schließen, dass eins der vier gut ausgebildeten Ambulakren das überzählige ist. Die beiden weniger deutlichen Ambulakren entsprechen dem linken und rechten dorsalen Radius des fünfstrahligen Thieres. Der sechste Radius kann also mit seinem Interradius nicht wie bei *Cucumaria planci* in den mittleren dorsalen Interradius eingeschoben sein. Leider ist das vordere Ende verletzt, die Tentakel sind nicht erhalten, wahrscheinlich war der Rüssel in Neubildung begriffen. Beim Öffnen des Thieres kommen, den sechs Ambulakren entsprechend, sechs Längsmuskel zum Vorschein, die je einen Retraktor an den Kalkring entsenden. Die sechs Längsmuskeln sind gleich stark ausgebildet, ebenfalls die Retraktoren. Der Kalkring besteht aus zwölf Gliedern, die von denen des fünfstrahligen Thieres nicht abweichen. Auf eventuelle Formunterschiede der dorsalen und ventralen Glieder und auf das eingeschobene Radiale und Interradiale kann nicht näher eingegangen werden, da auch der Kalkring verletzt ist. Der Steinkanal ist nicht erhalten; eine POLI'sche Blase ist zu erkennen.

Der Mesenterialverlauf giebt uns weitere Auskunft über die Lage des eingeschobenen Radius. Wie wir oben gesehen haben, ist das Mesenterium des dritten Darmschenkels im mittleren ventralen Radius befestigt, mithin ist letzterer leicht zu erkennen. Rechts von dem mittleren ventralen Radius liegen zwei von den füßchenreichen Radien, links nur einer, ein Beweis dafür, dass der überzählige Radius in der rechten Körperseite liegt und hier entweder in den ventralen oder dorsalen Interradius eingeschoben ist. Um dies zu untersuchen, müssen wir die Kiemenbäume einer näheren Betrachtung unterziehen. Sie liegen symmetrisch im linken und rechten dorsalen Interradius. Der rechte Kiemenbaum überschreitet nach seinem Ursprung aus der Kloake einen der füßchenreichen Radien. Da nun der ganze rechte Kiemenbaum von seinem Ursprung bis zu seinem Ende als im rechten dorsalen Interradius liegend betrachtet werden muss, er aber einen Radius überschreitet, so ist hiermit der Beweis geliefert, dass dieser Radius der überzählige und in den rechten dorsalen Interradius eingeschoben ist.

Der sechsstrahlige Bau ist somit dadurch entstanden, dass sich ein sechster Radius und Interradius zwischen den rechten dorsalen und rechten ventralen Radius, also in den rechten dorsalen Interradius eingeschoben hat.

4. Systematische Stellung.

Schon oben wurde erwähnt, dass Dendy (1) irrthümlicherweise die Füßchen der Dorsalseite für Papillen hielt und sich veranlasst sah, diese Dendrochirotenart der Gattung *Colochirus* unterzuordnen, da durch die Rückbildung der dorsalen Füßchen zu Papillen die Ausbildung einer Kriechsohle angebahnt war. Ludwig (9) bezweifelte die Zugehörigkeit zur Gattung *Colochirus* und stellte die Art einstweilen zu *Cucumaria*. In der That lassen die Anwesenheit von ausgebildeten Füßchen auf Bauch- und Rückenseite und der Umstand, dass die beiden Körperenden mehr oder weniger stark nach aufwärts gebogen sind, auf eine größere Verwandtschaft zur Gattung *Cucumaria* schließen. Gegen die Zugehörigkeit zu *Cucumaria* selbst spricht aber das vollständige Fehlen der Füßchen auf dem Vorder- und Hinterleibe.

Ich muss demnach eine neue Gattung aufstellen, für die ich den Namen *Ludwigia* wähle. Die Art ist demnach als *Ludwigia ocnoides* (Dendy) zu bezeichnen. Die Diagnose dieser neuen Gattung, die im Inneren der Dendrochiroten neben *Cucumaria* einzuordnen wäre, ist die folgende:

Mund und After weit von einander entfernt; Bauch nicht zu einer Kriechsohle abgeflacht und bezüglich der Ambulacralanhänge ohne große Verschiedenheit von dem Rücken; zehn Fühler, von denen die beiden ventralen kleiner sind als die übrigen; Füßchen auf die Radien beschränkt, aber nur auf dem Mittelleibe ausgebildet und hier in den ventralen Radien viel zahlreicher als in den dorsalen, auf dem Vorder- und Hinterleibe fehlend; Körper langgestreckt, vorn und hinten aufwärts gebogen.

In phylogenetischer Beziehung wirft die neue Gattung ein helles Licht auf die Verwandtschaft der Molpadiiden mit den Dendrochiroten, auf welche ich desshalb etwas näher eingehen möchte.

Die Familie der Molpadiiden, die sich im Allgemeinen durch die Anwesenheit von 15 schlauchförmigen oder gefingerten Fühlern, von wohl entwickelten Fühlerampullen und Kiemenbäumen und durch das vollständige Fehlen von Füßchen auszeichnet, weist eine Anzahl von Vertretern auf, die mit den dendrochiroten Holothurien eine Menge charakteristischer Merkmale gemein haben, so dass keine andere Holothurienfamilie in solch nahen Beziehungen zu den Molpadiiden zu stehen scheint wie die Dendrochiroten. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Molpadiiden und über die Phylogenie und systematische Anordnung der Holothurienfamilien überhaupt vgl. Ludwig (7 u. 8).

Schon Joh. Müller hatte erkannt, dass die Molpadiiden, die eine in sich geschlossene, gut abgegrenzte natürliche Gruppe bilden, den füßigen Holothurien näher stehen als den Synaptiden, mit welch letzteren sie in dem Mangel der Füßchen negativ übereinstimmen, von denen sie sich aber durch die Anwesenheit von Kiemenbäumen und Radialkanälen, durch eine radial unterbrochene Quermuskulatur und durch die Verschiedenheit in Bezug auf die Ausbildung des Kalkringes unterscheiden. Ludwig (8) schließt sich der Joh. Müllerschen Ansicht an, giebt ihr aber einen bestimmteren Ausdruck, indem er unter den füßigen Holothurien die Dendrochiroten als die Stammgruppe bezeichnet, auf welche die Molpadiiden zurückzuführen sind. Ludwig kommt zu dem Schlusse, dass die drei Familien der Dendrochiroten, Molpadiiden und Synaptiden zwar einer gemeinschaftlichen Wurzel entsprossen sind, dass aber die Dendrochiroten den Hauptstamm darstellen, welcher frühzeitig einen ersten Nebenast in Gestalt der Synaptiden und später einen zweiten in Gestalt der Molpadiiden abgab. Weitere Betrachtungen über die Beziehungen der Aspidochiroten und der von ihnen abzuleitenden Elasipoden zu den drei erwähnten Familien machen es ihm wahrscheinlich, dass die Urform, aus welcher sich die jetzt lebenden Holothurien entwickelt haben, sich schon deutlich als Holothurie kennzeichnete und von den übrigen Echinodermen unterschied. Er beschreibt diese hypothetische Urform folgendermaßen:

»Sie war mit zehn einfach-cylindrischen, mit schwachen Ampullen ausgestatteten Fühlern versehen, deren Kanäle eben so wie die auf die Radien beschränkten und mit Ampullen versehenen Füßchenkanäle aus fünf radialen Wasserkanälen entsprangen; sie besaß ferner einen aus fünf radialen und fünf interradialen Stücken zusammengesetzten Kalkring; die Quermuskulatur ihrer Körperwand stellte eine ununterbrochene Ringmuskelschicht dar; die einfachen Längsmuskeln gaben noch keine Rückziehmuskeln ab; der einfache Steinkanal war im dorsalen Mesenterium festgelegt und stand mit der Außenwelt in unmittelbarer Verbindung; die Geschlechtsschläuche waren symmetrisch zu beiden Seiten des dorsalen Mesenteriums entwickelt; den radialen Nerven saßen Gehörbläschen an; der Kiemenbaum und ein einfach angeordnetes Darmblutgefäßsystem waren zur Ausbildung gelangt; der Darm nahm bereits den für alle jetzt lebenden Holothurien typischen Verlauf, und die Haut war mit gitterförmigen, aus sechseckigen Maschen gebildeten Kalkplättchen erfüllt.« Die Nachkommen dieser Urholothurie spalten sich in zwei Hauptstämme, die Dendro- und Aspidochiroten. Der Aspidochirotenstamm giebt einen Nebenast, den der Elasipoden, ab. Die Familien der Synaptiden und der Molpadiiden stellen, wie schon gesagt, Nebenäste des Dendrochirotenstammes dar, und zwar hat sich zuerst der Nebenast der Synaptiden abgezweigt. Die Synaptiden sind in Folge fortgesetzter Rückbildung von der Urform am meisten abgewichen. Nach Abgabe dieses Nebenastes hat sich der Dendrochirotenstamm zunächst weiter entwickelt; die Ringmuskulatur der Körperwand wurde radial unterbrochen, der Kiemenbaum weiter entwickelt und dann erst der zweite Nebenast abgegeben, der der Molpadiiden. In letzterem wurden die Füßchen rückgebildet, nur in der Umgebung des Afters blieben Reste davon erhalten; die Fühlerampullen wurden weiter ausgebildet, im Allgemeinen blieben jedoch die Verhältnisse ähnlich wie in dem zu den heutigen Dendrochiroten sich ausbildenden Hauptstamm. GEROULD schließt sich dieser Auffassung der phylogenetischen Beziehungen der Holothurienfamilien unter einander, durch welche LUDWIG in einen größeren Gegensatz zu früheren Forschern, wie SEMPER, den beiden SARASIN und SEMON tritt, in seiner trefflichen

Abhandlung über die Anatomie und Histologie von *Caudina arenata* (3) durchaus an.

Die Gattung *Ludwigia* hat nun mit den Molpadiiden das Fehlen der Füßchen im Vorder- und Hinterleibe und die Erhaltung von Papillen in der Umgebung der Kloakenöffnung gemein. Wenn der Schwund der Füßchen sich auch auf den Mittelleib ausgedehnt hätte, würde man im Zweifel sein, ob man die Form noch zu den Dendrochiroten oder schon zu den Molpadiiden zu rechnen hätte. Sie stellt also in gewissem Sinne eine Übergangsform von jenen zu diesen dar und bestätigt so die vorhin erwähnte Ansicht LUDWIG's, dass die Molpadiiden von dendrochiroten Stammformen ihren Ausgang genommen haben.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Prof. Dr. LUDWIG für die gütige Überlassung des seltenen Materials und die freundliche Unterstützung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Herrn Prof. Dr. VOIGT und Gräfin Dr. MARIA v. LINDEN bin ich für das rege Interesse an dieser Arbeit und für zahlreiche praktische Winke ebenfalls zu herzlichem Danke verbunden.

Bonn, im Januar 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. ARTHUR DENDY, Observations on the Holothurians of New Zealand, with Descriptions of four New Species, and an Appendix on the Development of the Wheels in Chirodota. Linn. Soc. Journ.-Zool. Vol. XXVI. 1897. p. 22—52. Pl. III—VII.
2. Ders., On some Points in the Anatomy of Caudina coriacea Hutton. Ibid. Vol. XXVI. 1898. p. 456—464. Pl. XXIX.
3. JOHN HIRAM GEROULD, The Anatomy and Histology of Caudina arenata (Gould). Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIX. No. 3. p. 123—190. Pl. I—VIII.
4. E. HÉROUARD, Recherches sur les Holothuries des côtes de France. Arch. de Zool. expér. et génér. 2. Sér. VII. 1889.
5. J. S. KINGSLEY, Contributions to the Anatomy of the Holothurians. Peabody Academy of Science. Fifth Memoir. Salem, Mass. 1881.
6. HUBERT LUDWIG, Über sechsstrahlige Holothurien. Zool. Anz. IX. 1886. p. 472—477.
7. Ders., Ankyroderma musculus (Risso), eine Molpadiide des Mittelmeeres, nebst Bemerkungen zur Phylogenie und Systematik der Holothurien. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1891. p. 569—611. Taf. XXIX.

8. Hubert Ludwig, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. II, 3. I. Buch. Die Seewalzen. 1889—1892.
9. Ders., Holothurien der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise. Hamburg 1898.
10. Ders., Die Holothurien der Sammlung Plate. Zool. Jahrbücher. Supplem. IV. 2. Heft. 1898.
11. Th. Mortensen, Zur Anatomie und Entwicklung der Cucumaria glacialis (Ljungmann). Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1894. p. 704—732. Taf. XXXI u. XXXII.
12. Hjalm Oestergreen, Zur Anatomie der Dendrochiroten, nebst Beschreibungen neuer Arten. Zool. Anz. XXI. 1898. p. 102—110 u. 133—136.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLV.

Fig. 1. *Ludwigia ocnoides* (Dendy) mit eingestülptem Rüssel. Natürliche Größe.

Fig. 2. Stück eines großen, aus zwei über einander gelagerten netzförmigen Platten bestehenden Kalkkörpers. 300mal vergrößert.

Figg. 3—7. Näpfchenförmige Kalkkörper. 300mal vergrößert. Figg. 3 u. 6 von oben, Fig. 4 von der Seite, Figg. 5 u. 7 von unten gesehen. Figg. 6 u. 7 mit überbrückter Außenöffnung.

Fig. 8. Dreistrahliges Stützstäbchen aus dem Fühlerstamm. 150mal vergr.

Fig. 9. Stützstäbchen aus der Fühlerspitze. 150mal vergr.

Fig. 10. Kalkplättchen aus der Fühlerspitze. 300mal vergr.

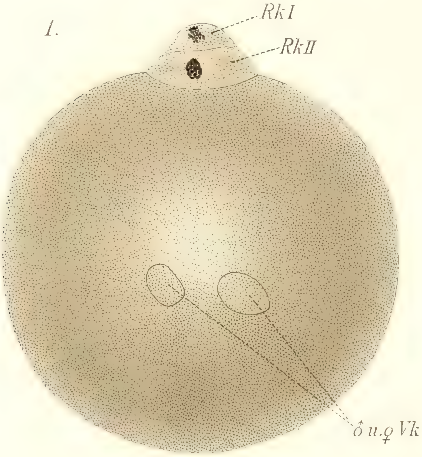
Fig. 11. Drei Kalkringglieder. 6mal vergr. *R*, Radiale; *IR*, Interradiale.

Fig. 12. Schema zur Verzweigung der Hauptwasserkanäle. *a*, Wassergefäßring; *b*, Hauptwassergefäß; *c*, Radialgefäß; *d*, Anfangstheil des Fühlerkanals, der bei *g* in den erweiterten Theil (*e*) übergeht und an dieser Stelle mit zwei Semilunarklappen versehen ist; *f*, Fühlerampulle.

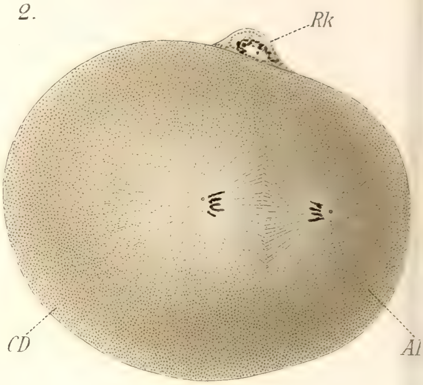
◆

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

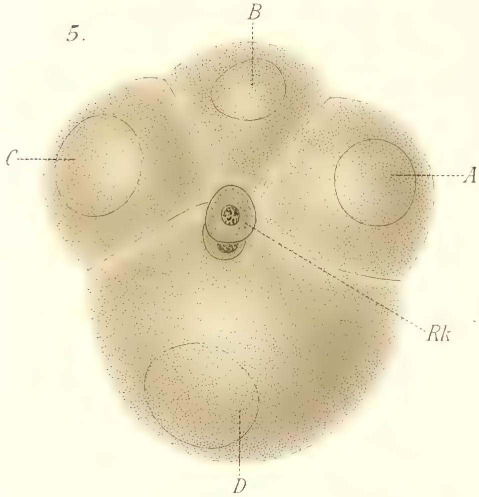
1.


Rk I
Rk II
♂ u. ♀ Vk

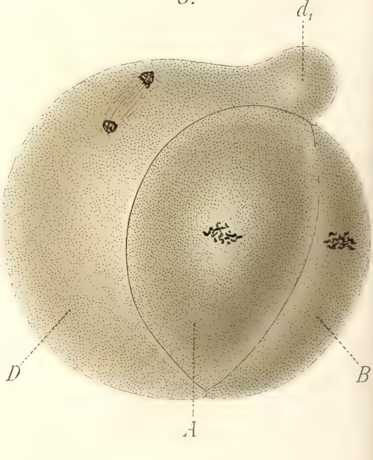
2.



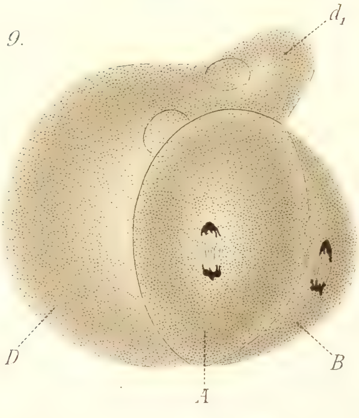
5.



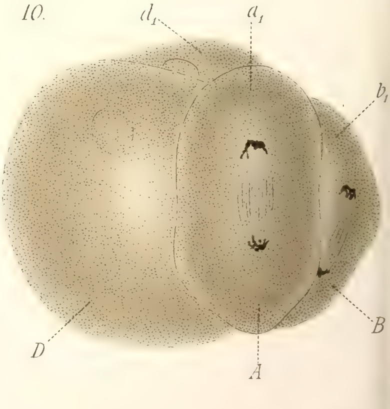
6.



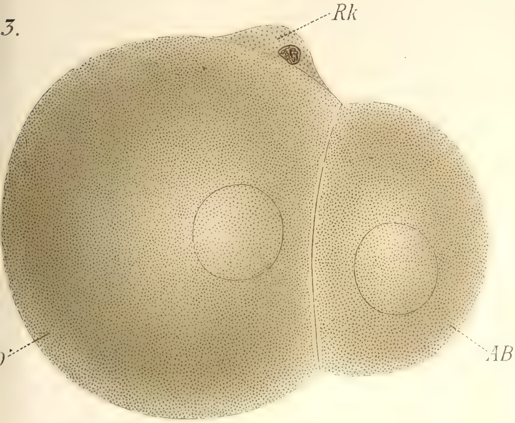
9.



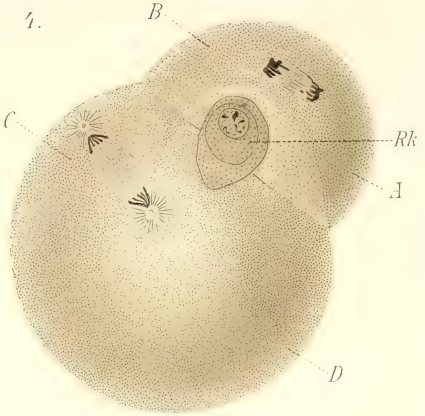
10.



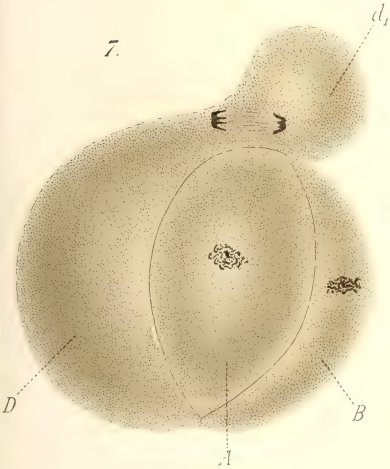
3.



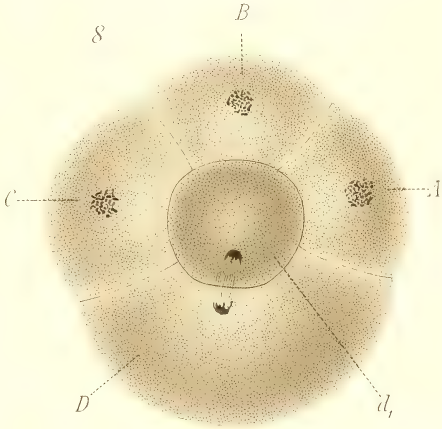
4.



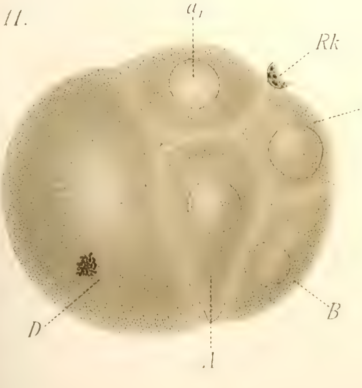
7.



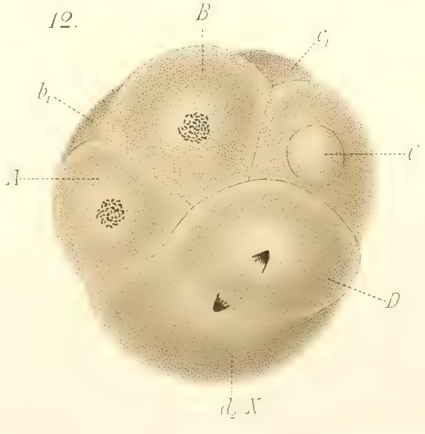
8



11.

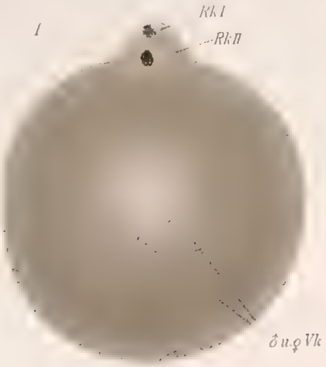


12.

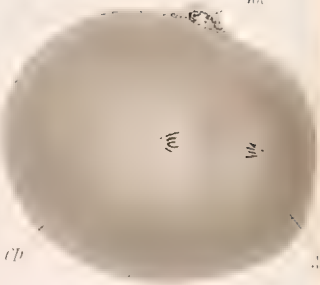

B
c_1
b_1
C
A
D
d_2 X

[illegible] Werner & Winter, Frankfurt M.

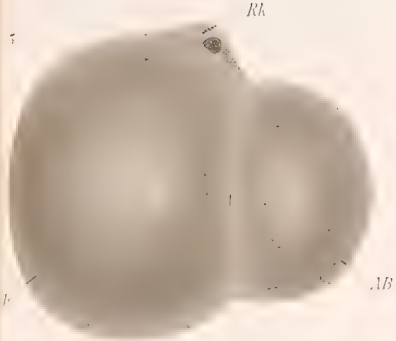
1


Rk I
Rk II
♂ u. ♀ Vk

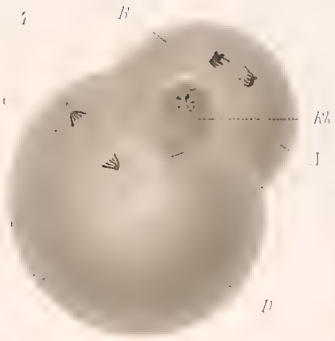
2



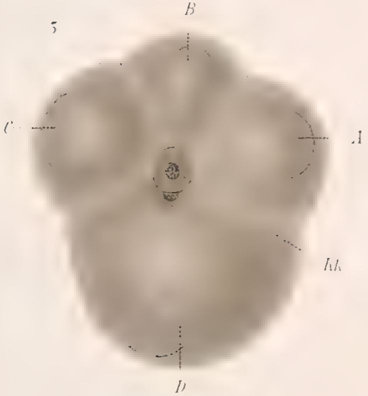
3



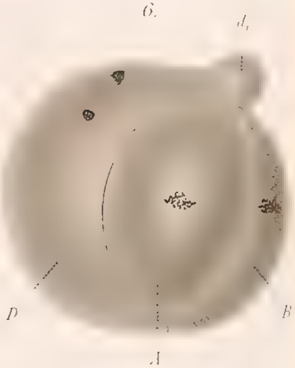
4



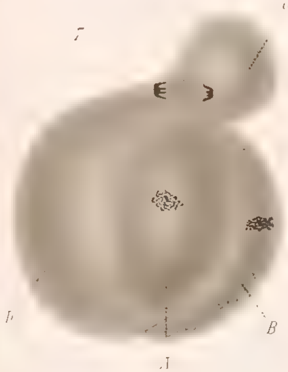
5



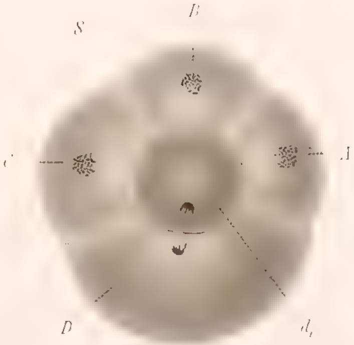
6.



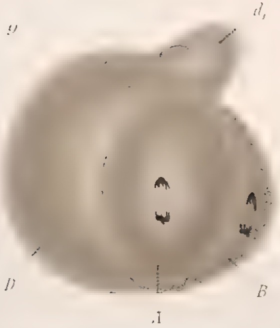
7



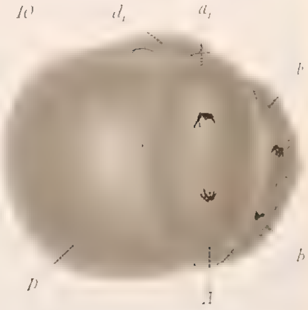
8



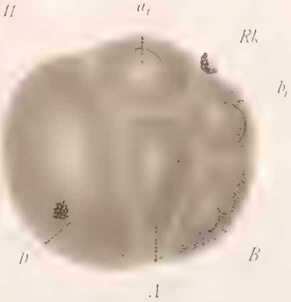
9



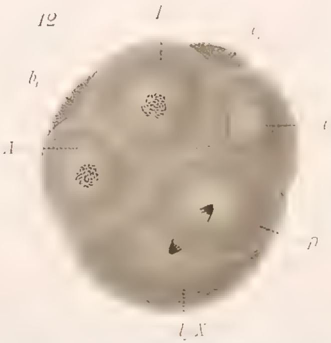
10



11



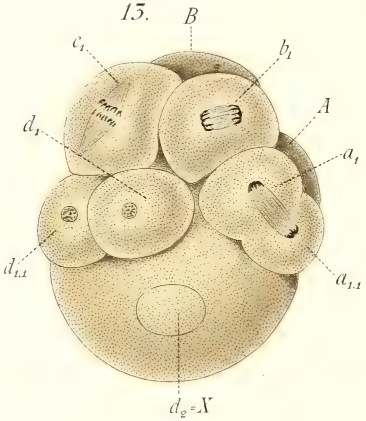
12


I
c₁
b₁
A
C
B
I X

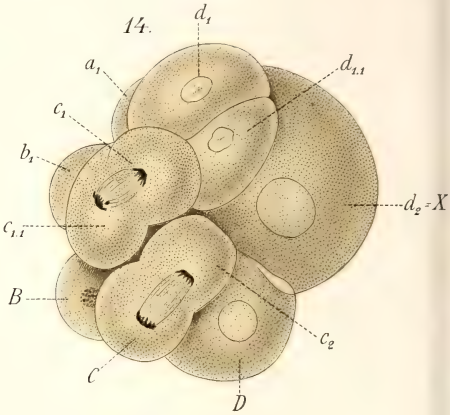
J. Meisenheimer gez.

Lith. v. Werner [illegible]

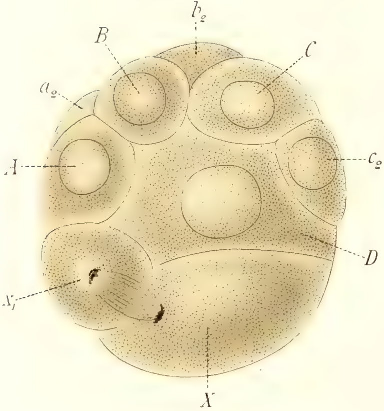
13.


B
c_1
b_1
A
d_1
a_1
$d_{1.1}$
$a_{1.1}$
$d_2 = X$

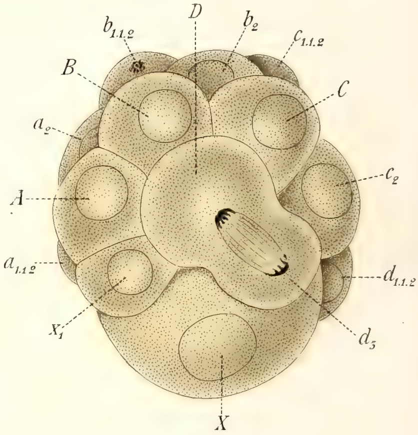
14.


d_1
a_1
$d_{1.1}$
c_1
b_1
$d_2 = X$
$c_{1.1}$
B
c_2
C
D

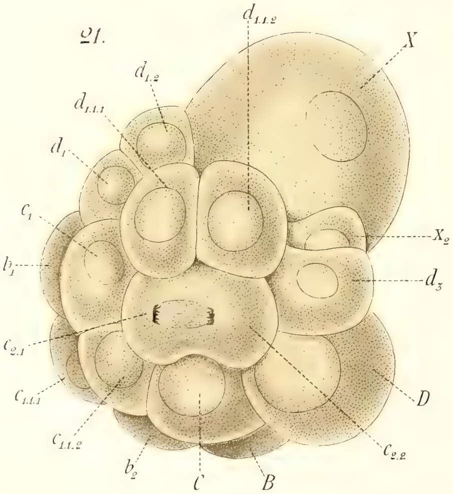
17.


b_2
B
C
a_2
A
c_2
D
x_1
X

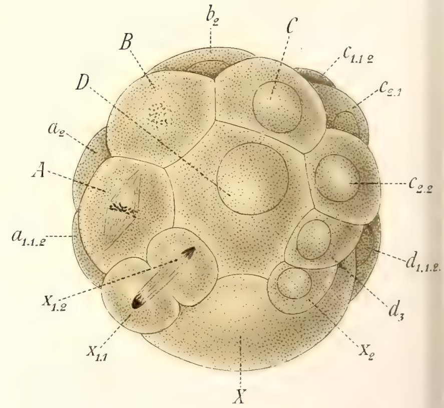
18.


D
$b_{1.1.2}$
b_2
$c_{1.1.2}$
B
C
a_2
A
c_2
$a_{1.1.2}$
$d_{1.1.2}$
x_1
d_3
X

21.


$d_{1.1.2}$
X
$d_{1.2}$
$d_{1.1.1}$
d_1
c_1
x_2
b_1
d_3
$c_{2.1}$
$c_{1.1.1}$
D
$c_{1.1.2}$
$c_{2.2}$
b_2
C
B

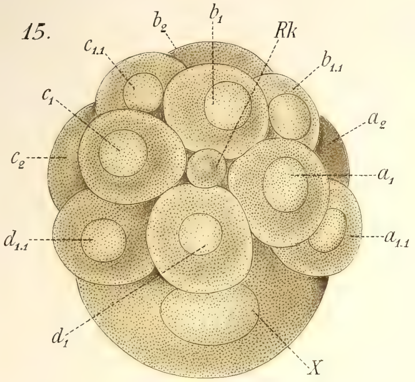
22.


b_2
C
B
$c_{1.1.2}$
D
$c_{2.1}$
a_2
A
$c_{2.2}$
$a_{1.1.2}$
$d_{1.1.2}$
$x_{1.2}$
d_3
$x_{1.1}$
x_2
X

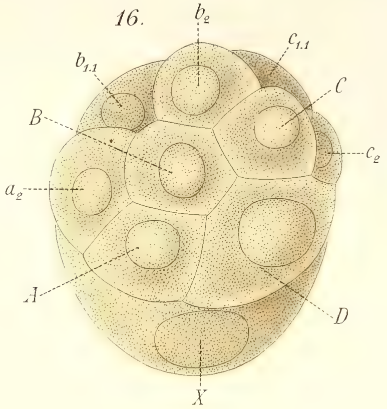
J. Meisenheimer gez.

Verlag von

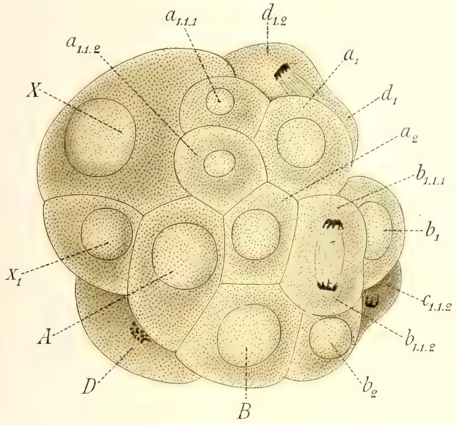
15.


b_2
b_1
Rk
$c_{1.1}$
$b_{1.1}$
c_1
a_2
c_2
a_1
$d_{1.1}$
$a_{1.1}$
d_1
X

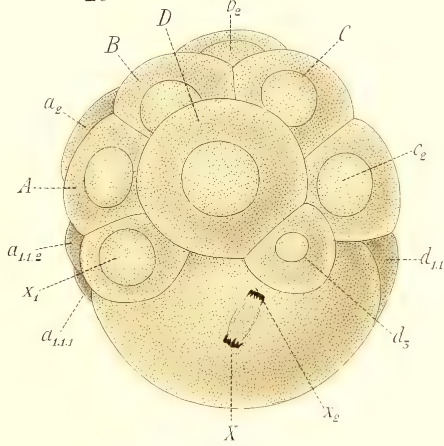
16.


b_2
$c_{1.1}$
$b_{1.1}$
C
B
c_2
a_2
A
D
X

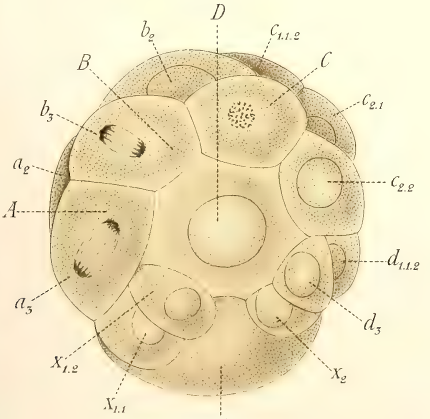
19.


$a_{1.1.1}$
$d_{1.2}$
$a_{1.1.2}$
a_1
X
d_1
a_2
$b_{1.1.1}$
b_1
x_1
$c_{1.1.2}$
A
$b_{1.1.2}$
D
b_2
B

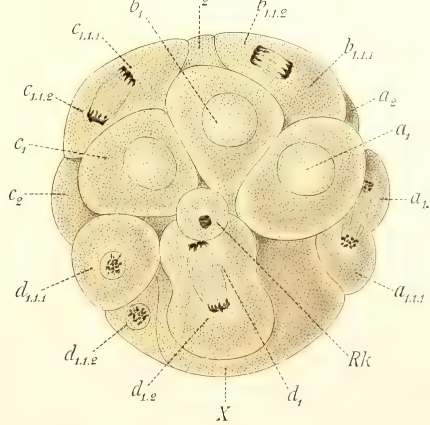
20.


b_2
D
C
B
a_2
c_2
A
$a_{1.1.2}$
$d_{1.1.2}$
x_1
$a_{1.1.1}$
d_3
x_2
X

23.


D
b_2
$c_{1.1.2}$
B
C
$c_{2.1}$
b_3
a_2
$c_{2.2}$
A
$d_{1.1.2}$
a_3
d_3
$x_{1.2}$
x_2
$x_{1.1}$
X

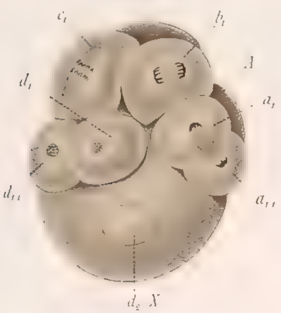
24.


b_1
b_2
$b_{1.1.2}$
$c_{1.1.1}$
$b_{1.1.1}$
$c_{1.1.2}$
a_2
a_1
c_1
c_2
$a_{1.1.2}$
$d_{1.1.1}$
$a_{1.1.1}$
$d_{1.1.2}$
Rk
$d_{1.2}$
d_1
X

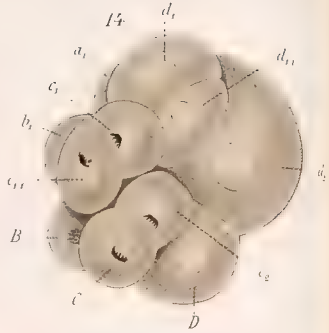
mann. Leipzig

lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

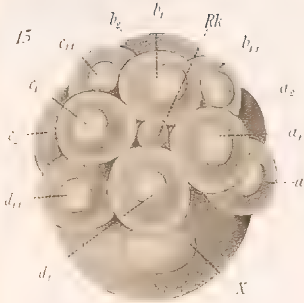
13.


B
c_1
b_1
A
d_1
a_1
d_{11}
a_{11}
d_2 X

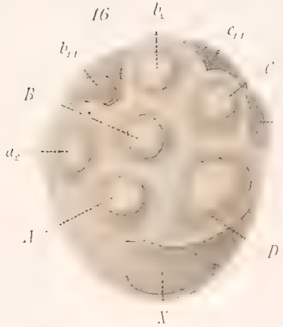
14.


d_1
a_1
d_{11}
c_1
b_1
d_2
c_{11}
B
c_2
C
D

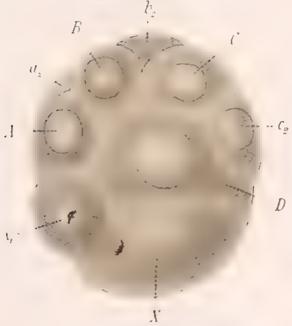
15.


b_2
b_1
Rk
c_{11}
b_{11}
c_1
a_2
c_2
a_1
a_{11}
d_{11}
d_1
X

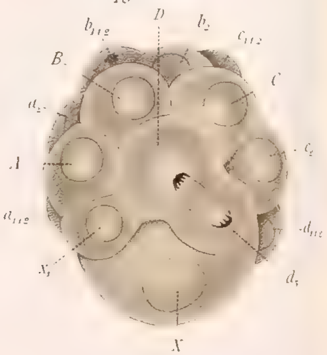
16


b_1
c_{11}
b_{11}
C
B
c_2
a_2
A
D
X

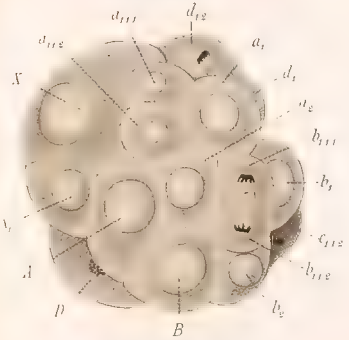
17.


b_2
B
C
a_2
A
c_2
D
x_1
X

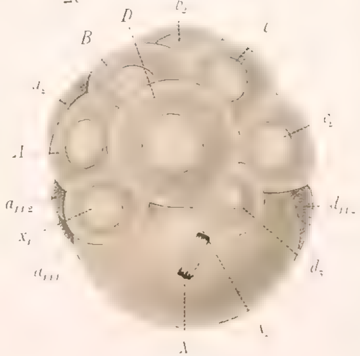
18


D
b_{112}
b_2
c_{112}
B
C
a_2
c_2
A
a_{112}
d_{112}
x_1
d_1
X

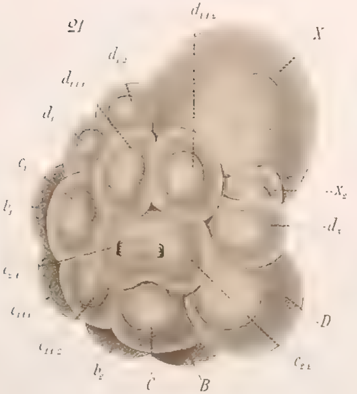
19.


d_{111}
d_{12}
d_{112}
a_1
X
d_1
a_2
b_{111}
b_1
x_1
c_{112}
b_{112}
A
D
B
b_2

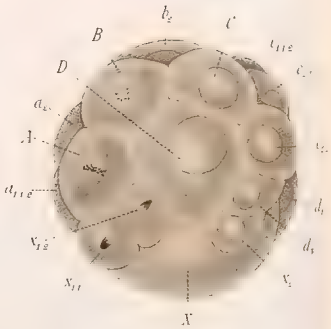
20


D
b_2
B
C
a_2
c_2
A
a_{112}
d_{11}
x_1
d_{111}
d_2
A
X

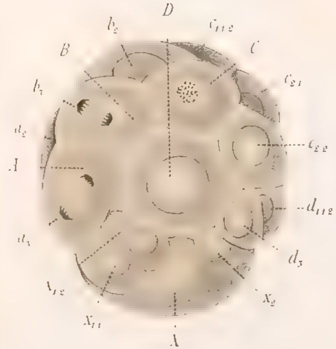
21


d_{112}
X
d_{12}
d_{111}
d_1
c_1
x_2
b_1
d_1
c_{21}
c_{111}
D
c_{112}
c_{22}
b_2
C
B

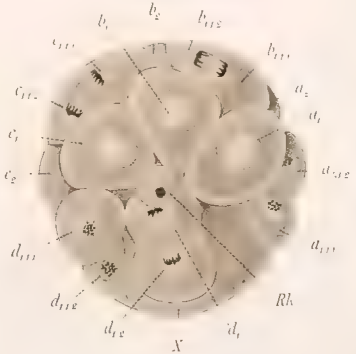
22.


b_2
B
C
c_{112}
D
c_2
a_2
A
c_2
d_{112}
d_1
x_{12}
d_1
x_{11}
x_2
X

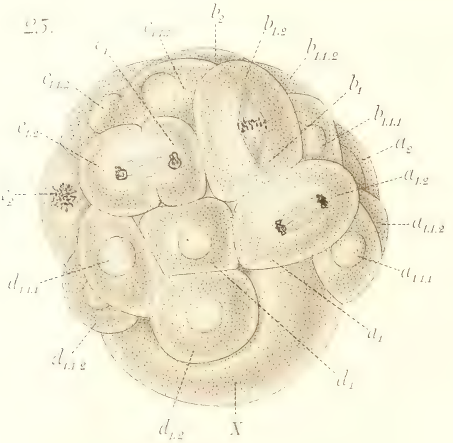
23.


D
b_2
c_{112}
B
C
b_1
c_{21}
a_2
c_{22}
A
d_{112}
d_1
d_2
x_{12}
x_{11}
x_2
X

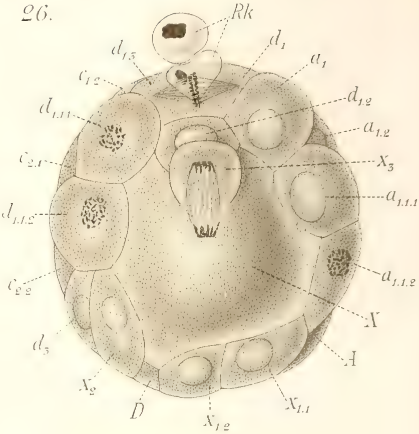
24


b_1
b_2
b_{112}
c_{111}
b_{111}
c_{11}
a_2
a_1
c_1
c_2
d_{112}
d_{111}
a_{111}
d_{112}
Rk
d_{12}
X
d_1

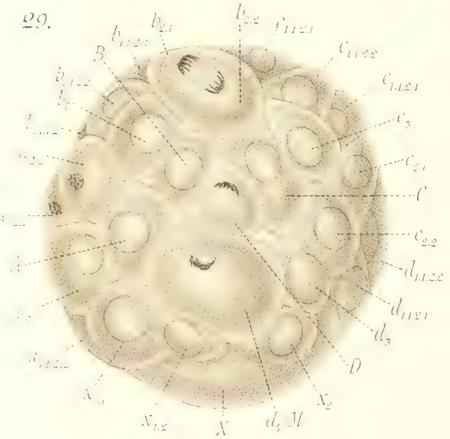
25.


b_2
$c_{1.2}$
$b_{1.2}$
c_1
$b_{1.1.2}$
$c_{1.1.2}$
b_1
$b_{1.1.1}$
$c_{1.2}$
a_2
$a_{1.2}$
c_2
$a_{1.1.2}$
$a_{1.1.1}$
$d_{1.1.1}$
d_4
$d_{1.1.2}$
d_1
$d_{1.2}$
X

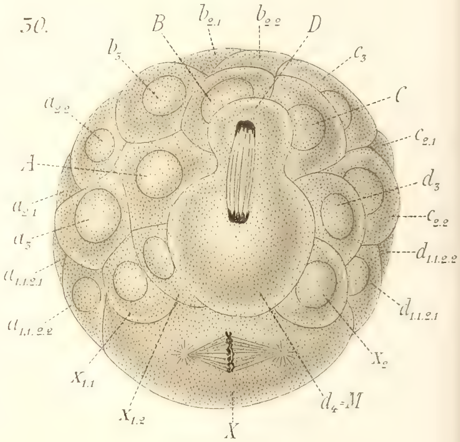
26.


Rk
$d_{1.3}$
d_1
a_1
$c_{1.2}$
$d_{1.2}$
$d_{1.1.1}$
$a_{1.2}$
$c_{2.1}$
X_3
$a_{1.1.1}$
$d_{1.1.2}$
$a_{1.1.2}$
$c_{2.2}$
X
d_3
A
X_2
D
$X_{1.2}$
$X_{1.1}$

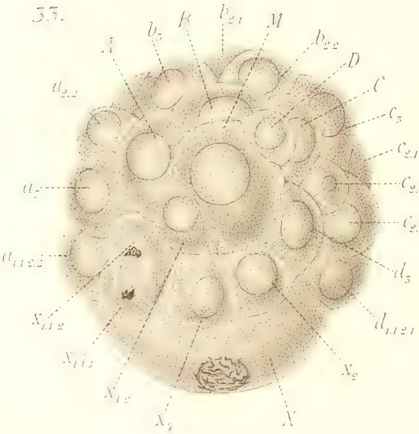
29.


$b_{2.1}$
$b_{2.2}$
$c_{1.1.2.1}$
$b_{1.1.2.1}$
$c_{1.1.2.2}$
B
$b_{1.1.2.2}$
$c_{1.1.2.1}$
b_3
c_3
$c_{2.1}$
C
$c_{2.2}$
A
$d_{1.1.2.2}$
$d_{1.1.2.1}$
d_3
D
X_1
X_2
$X_{1.2}$
X
$d_4\,M$

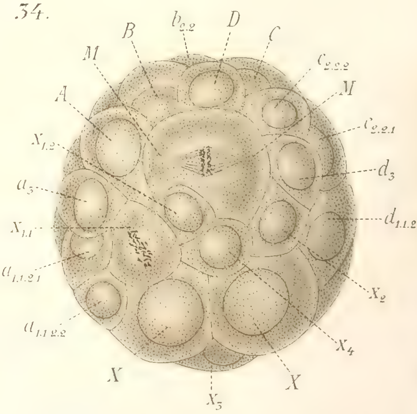
30.


B
$b_{2.1}$
$b_{2.2}$
D
b_3
c_3
$a_{2.2}$
C
$c_{2.1}$
A
d_3
$a_{2.1}$
$c_{2.2}$
a_3
$d_{1.1.2.2}$
$a_{1.1.2.1}$
$d_{1.1.2.1}$
$a_{1.1.2.2}$
X_2
$X_{1.1}$
$d_4 = M$
$X_{1.2}$
X

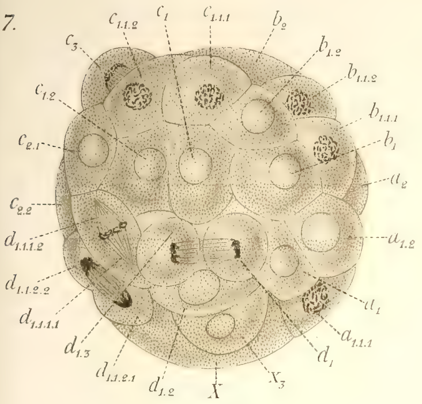
33.


$b_{2.1}$
A
b_3
B
M
$b_{2.2}$
$a_{2.2}$
D
C
c_3
$c_{2.1}$
a_3
$c_{2.2.2}$
$c_{2.2.1}$
$a_{1.1.2.2}$
d_3
$X_{1.1.2}$
$d_{1.1.2.1}$
$X_{1.1.1}$
X_2
$X_{1.2}$
X_1
X

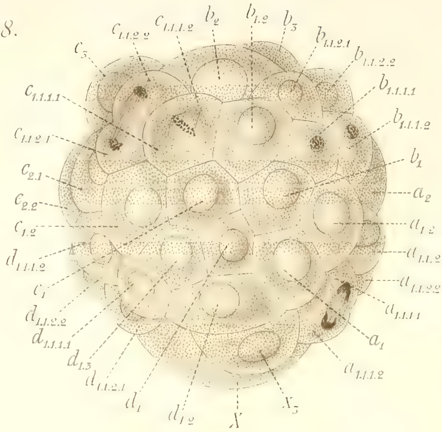
34.


B
$b_{2.2}$
D
C
M
$c_{2.2.2}$
A
M
$X_{1.2}$
$c_{2.2.1}$
d_3
a_3
$X_{1.1}$
$d_{1.1.2.1}$
$a_{1.1.2.1}$
X_2
$a_{1.1.2.2}$
X_4
X
X
X_3

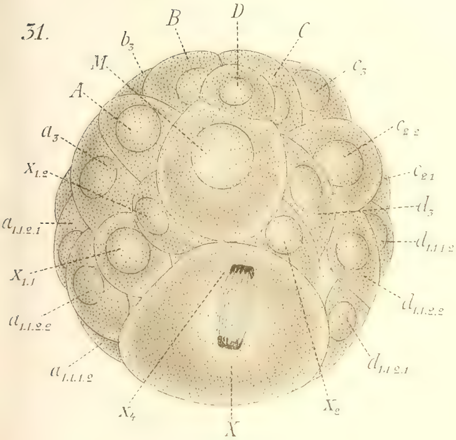
27.


$c_{1.1.2}$
c_1
$c_{1.1.1}$
b_2
c_3
$b_{1.2}$
$b_{1.1.2}$
$c_{1.2}$
$b_{1.1.1}$
$c_{2.1}$
b_1
a_2
$c_{2.2}$
$d_{1.1.1.2}$
$a_{1.2}$
$d_{1.1.2.2}$
a_1
$d_{1.1.1.1}$
$a_{1.1.1}$
$d_{1.3}$
d_1
$d_{1.1.2.1}$
$d_{1.2}$
X
X_3

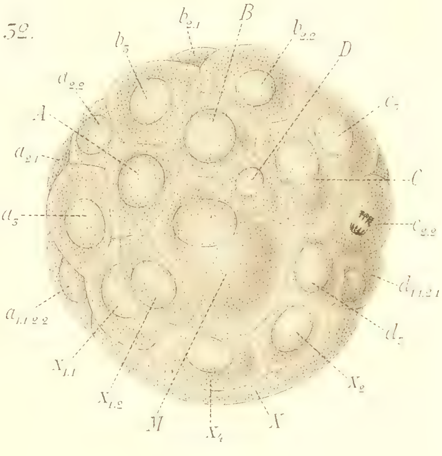
28.


$c_{1.1.2.2}$
$c_{1.1.1.2}$
b_2
$b_{1.2}$
b_3
c_3
$b_{1.1.2.1}$
$b_{1.1.2.2}$
$c_{1.1.1.1}$
$b_{1.1.1.1}$
$b_{1.1.1.2}$
$c_{1.1.2.1}$
b_1
$c_{2.1}$
a_2
$c_{2.2}$
$a_{1.2}$
$c_{1.2}$
$a_{1.1.2.1}$
$d_{1.1.1.2}$
$a_{1.1.2.2}$
c_1
$a_{1.1.1.1}$
$d_{1.1.2.2}$
a_1
$d_{1.1.1.1}$
$a_{1.1.1.2}$
$d_{1.3}$
$d_{1.1.2.1}$
X_3
d_1
$d_{1.2}$
X

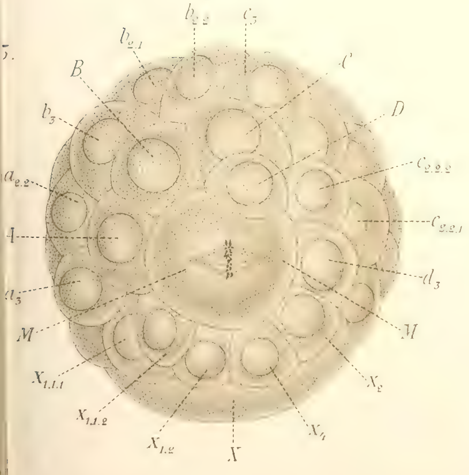
31.


D
B
C
b_3
c_3
M
A
$c_{2.2}$
a_3
$X_{1.2}$
$c_{2.1}$
d_3
$a_{1.1.2.1}$
$d_{1.1.1.2}$
$X_{1.1}$
$d_{1.1.2.2}$
$a_{1.1.2.2}$
$d_{1.1.2.1}$
$a_{1.1.1.2}$
X_4
X_2
X

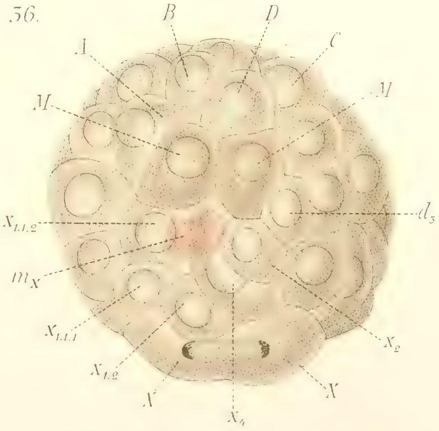
32.


B
$b_{2.1}$
b_3
$b_{2.2}$
D
$d_{2.2}$
c_3
A
$a_{2.1}$
C
a_3
$c_{2.2}$
$d_{1.1.2.1}$
$a_{1.1.2.2}$
d_3
$X_{1.1}$
X_2
$X_{1.2}$
M
X_4
X

5.


$b_{2.2}$
c_3
$b_{2.1}$
C
B
b_3
D
$a_{2.2}$
$c_{2.2.2}$
A
$c_{2.2.1}$
a_3
d_3
M
M
$X_{1.1.1}$
X_2
$X_{1.1.2}$
$X_{1.2}$
X
X_4

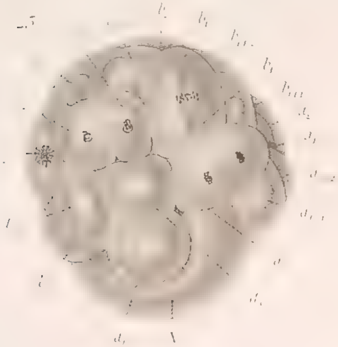
36.


B
D
A
C
M
M
$X_{1.1.2}$
d_3
m_X
$X_{1.1.1}$
X_2
$X_{1.2}$
X
X
X_4

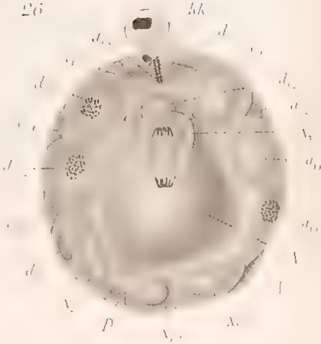
mann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

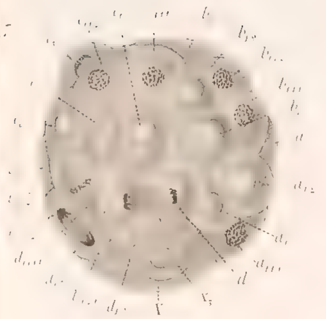
25



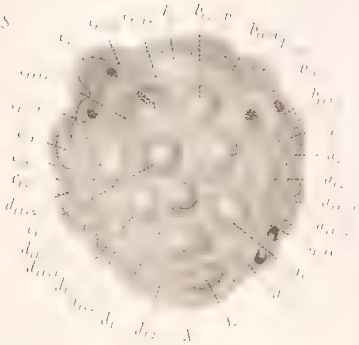
26



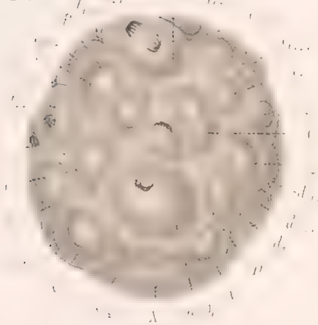
27



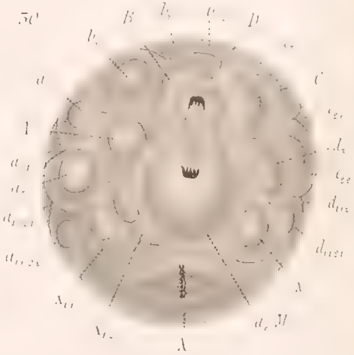
28



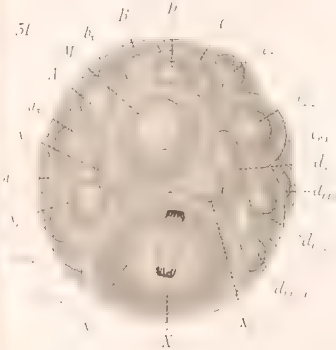
29



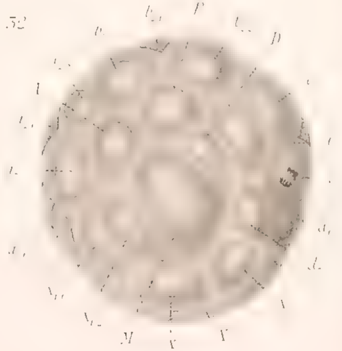
30



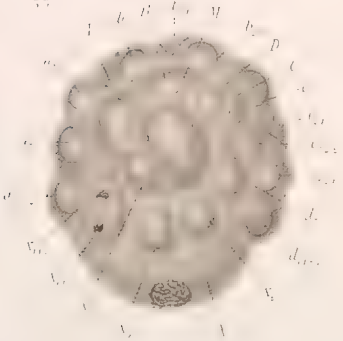
31



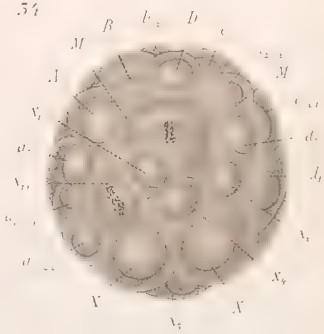
32



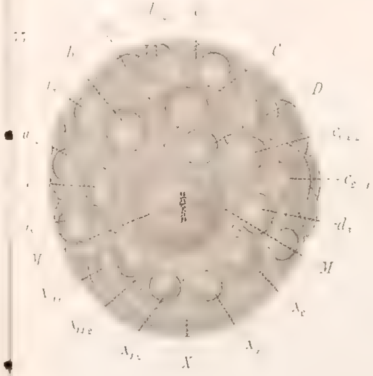
33



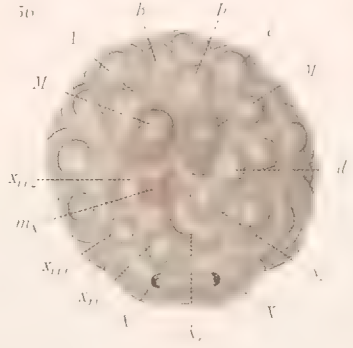
34



35



36

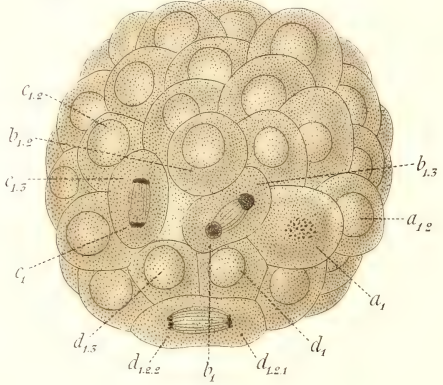


J. Meisenheimer gez.

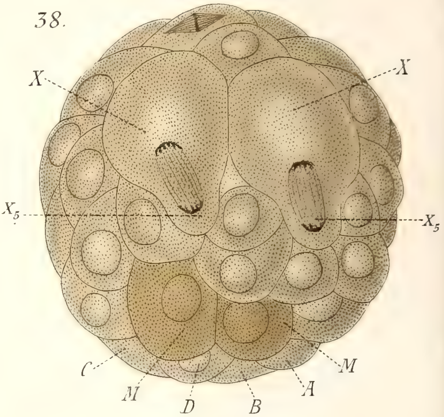
Verlag von

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

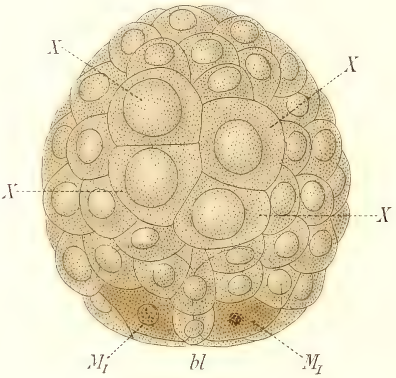
37.


$c_{1.2}$
$b_{1.2}$
$c_{1.3}$
$b_{1.3}$
$a_{1.2}$
c_1
a_1
$d_{1.3}$
d_1
$d_{1.2.2}$
b_1
$d_{1.2.1}$

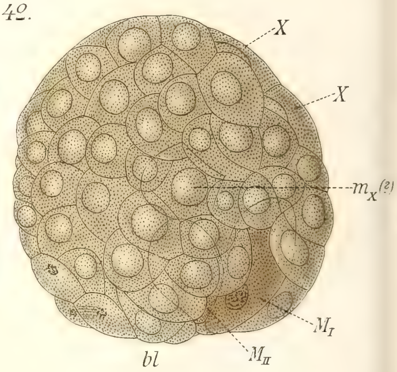
38.


X
X
X_5
X_5
C
M
M
D
B
A

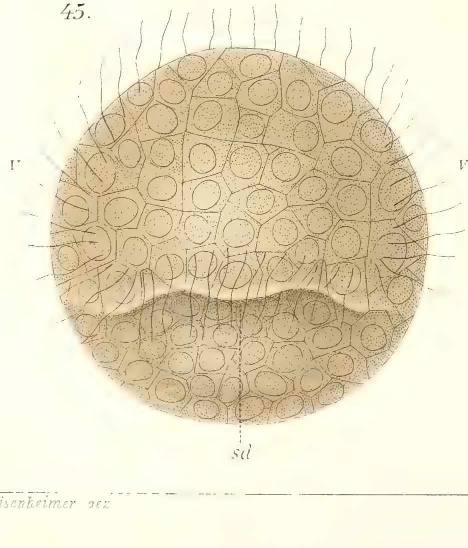
41.


X
X
X
X
M_I
bl
M_I

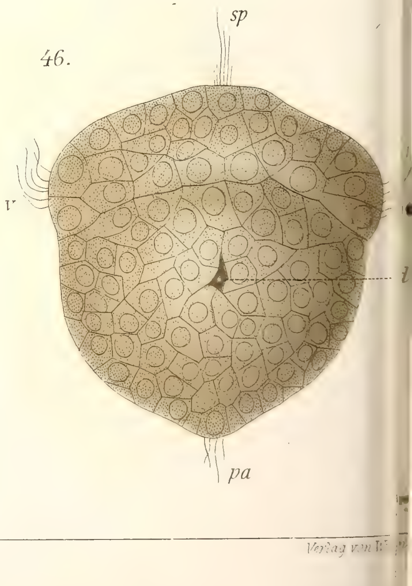
42.


X
X
$m_x^{(2)}$
M_I
bl
M_{II}

45.



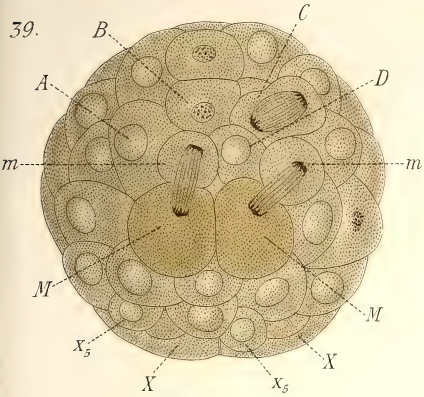
46.



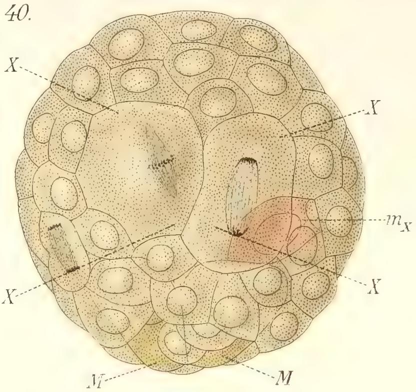
J. Meisenheimer gez.

Verlag von W

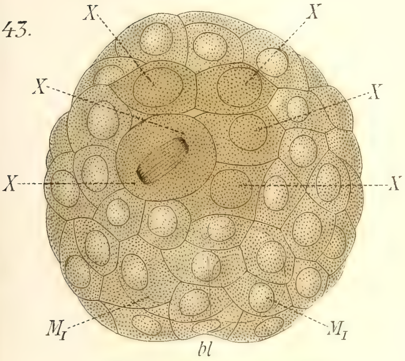
39.


C
B
D
A
m
m
M
M
x_5
X
X
x_5

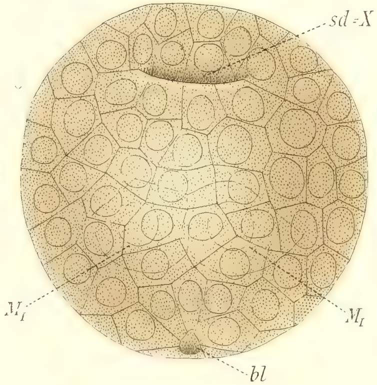
40.



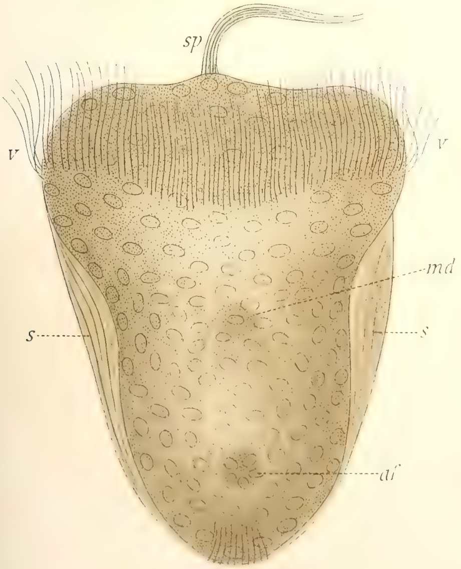
43.


X
X
X
X
X
X
M_I
M_I
bl

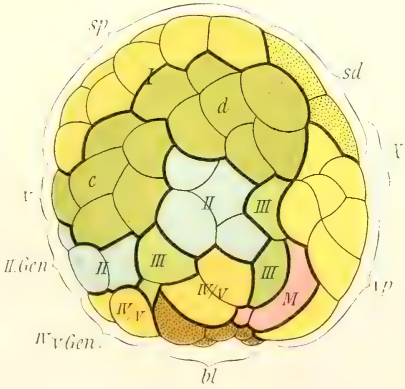
44.



47.


sp
v
v
md
s
s
af
pa

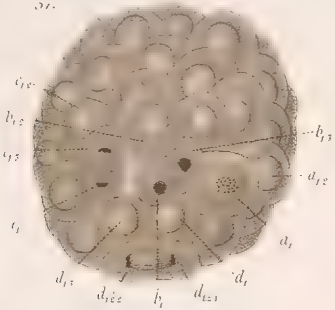
48.


sp
sd
I
d
c
V
V
II
III
II.Gen
II
III
III
IV/V
IV V
M
vp
IV V Gen.
bl

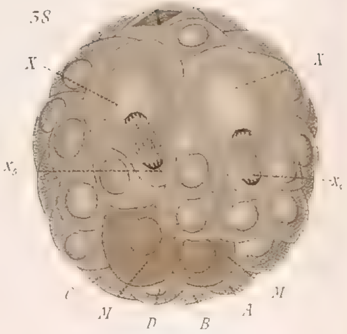
ngmann del. ipsi

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

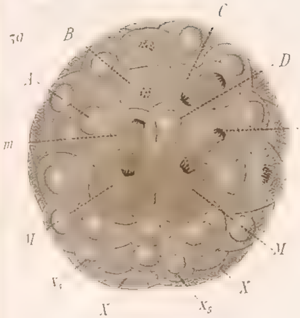
37.


c_{12}
b_{12}
c_{13}
c_1
b_{13}
d_{12}
d_1
d_{13}
d_{122}
b_1
d_{121}
d_1

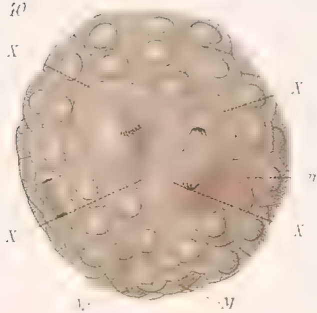
38


X
X
X_5
X_5
C
M
D
B
A
M

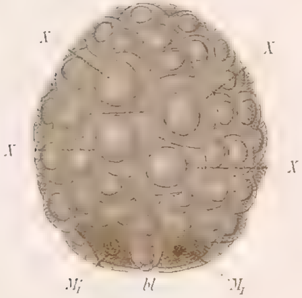
39


B
C
D
A
m
m
M
M
X_5
X
X_5
X

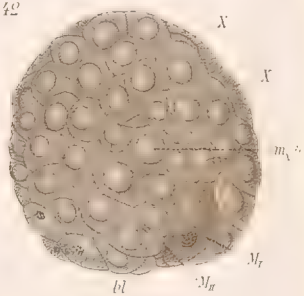
40



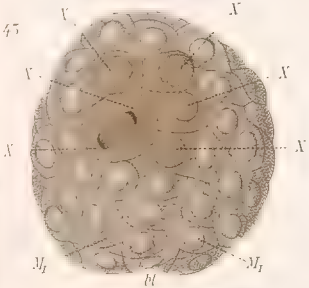
41


X
X
X
X
M_I
bl
M_I

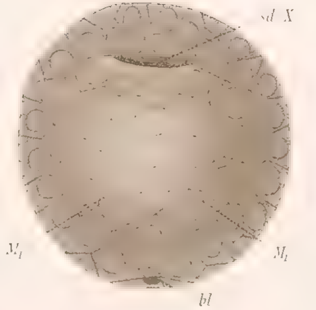
42


X
X
m_X
M_I
bl
M_{II}

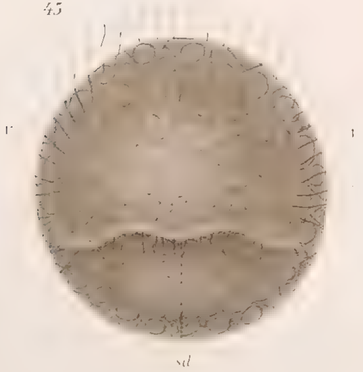
43


X
X
X
X
X
X
M_I
bl
M_I

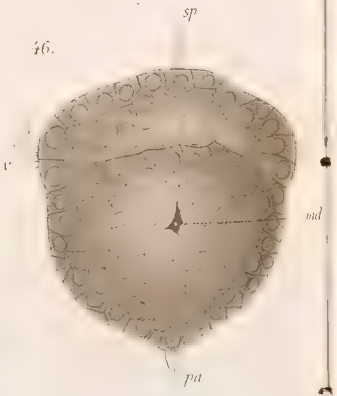
44



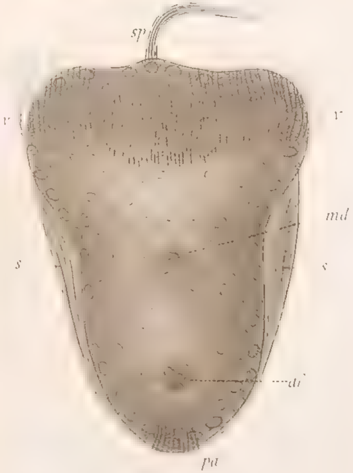
45



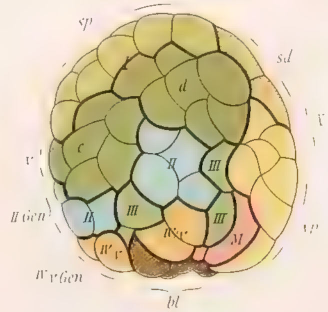
46.



47


sp
v
v
md
s
s
di
pa

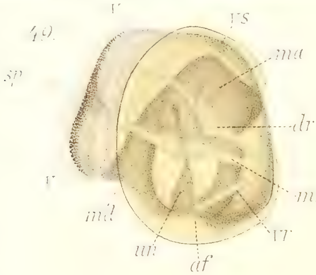
48


sp
sd
d
c
X
v
II
III
II Gen
II
III
III
IV v
M
IV v
vp
IV v Gen
bl

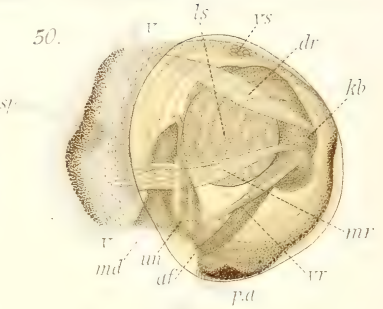
J. Meisenheimer gez.

Lith. Anst. v Werner & Winter, Frankfurt a/M.

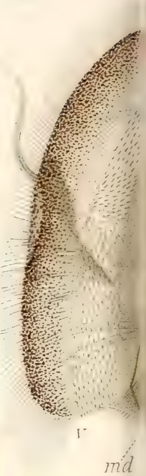
49.


v
vs
sp
ma
dr
v
mr
md
vr
un
af

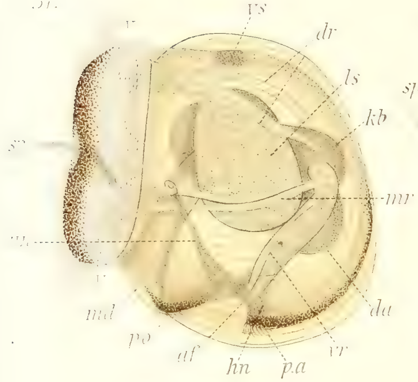
50.


v
ls
vs
dr
sp
kb
mr
v
md
un
af
vr
p.a

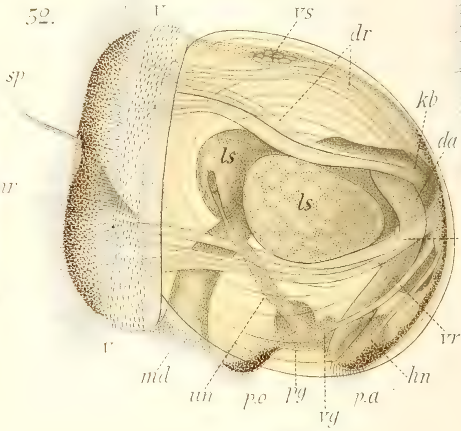
55.



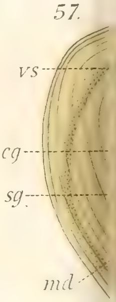
51.


v
vs
dr
ls
sp
kb
mr
un
v
md
da
po
af
hn
p.a
vr

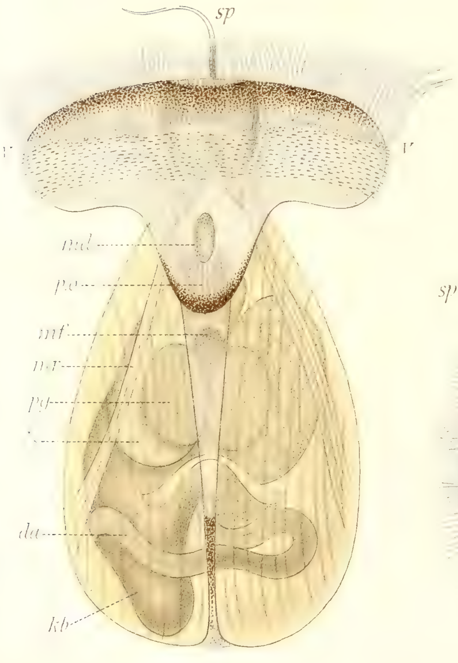
52.


v
vs
dr
sp
kb
da
ls
ls
mr
vr
v
md
hn
un
p.o
pg
p.a
vg

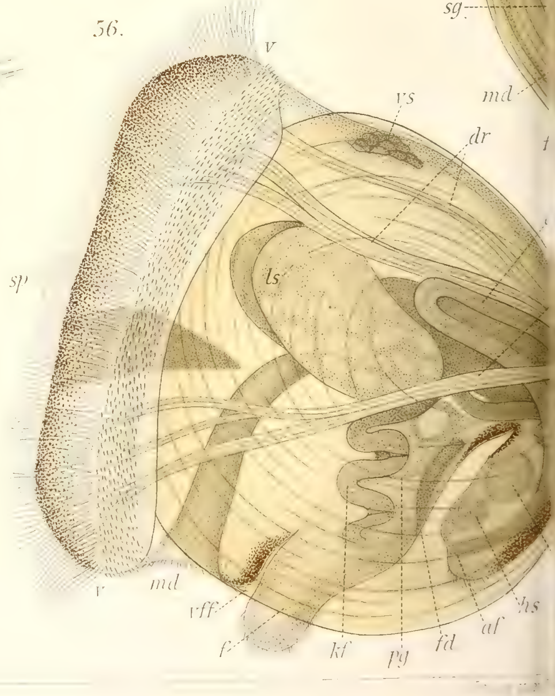
57.



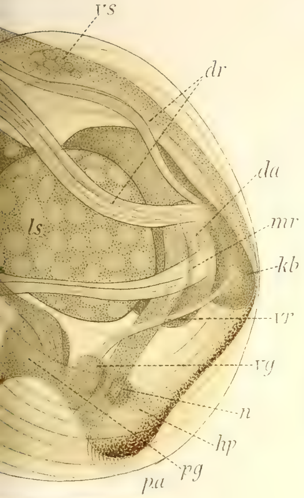
53.


sp
v
v
md
p.o
mf
nr
pg
da
kb

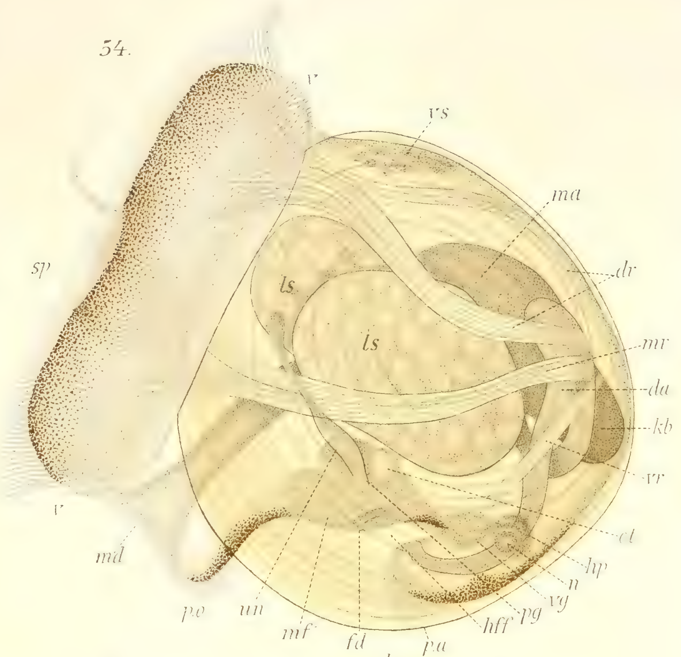
56.

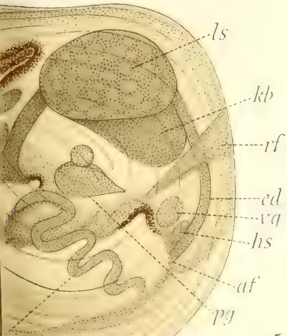

v
vs
dr
sp
ls
t
v
md
vff
f
kf
pg
fd
af
hs

J. Meisenheimer gez.

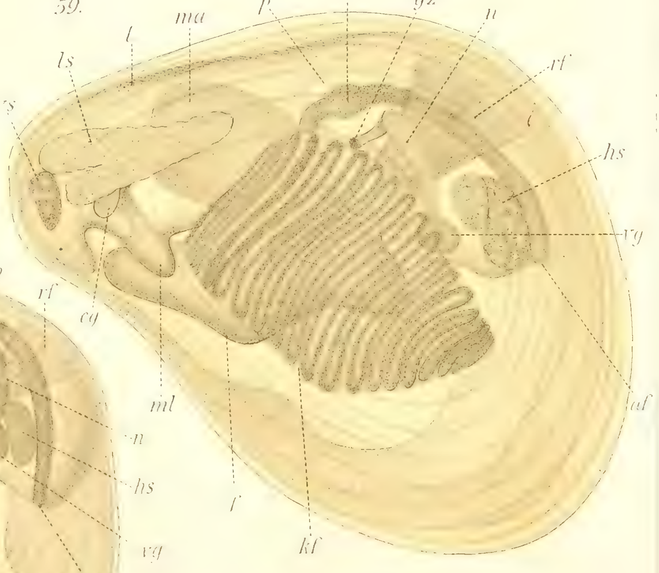

vs
dr
da
ls
mr
kb
vr
vg
n
hp
pg
pa

34.

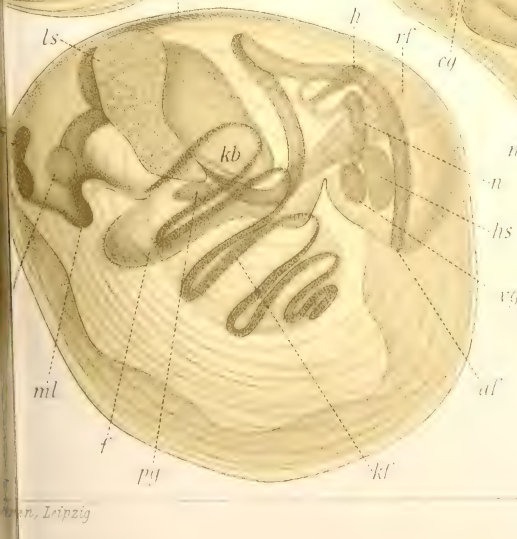

v
vs
ma
sp
ls
ls
dr
mr
da
kb
vr
ct
hp
n
vg
pg
hff
pa
fd
mf
un
p.o
md
v


ls
kb
rf
ed
vg
hs
af
pg

39.


ma
p
h
gz
n
rf
l
ls
vs
hs
vg
cg
ml
af
f
kf

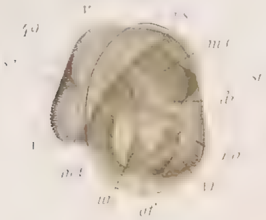
38.


l
ls
h
rf
kb
n
hs
vg
af
ml
f
pg
kf

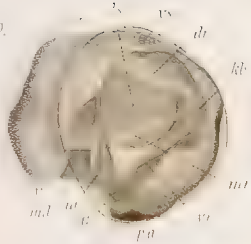
en, Leipzig

Unter. Frankfurt a/M.

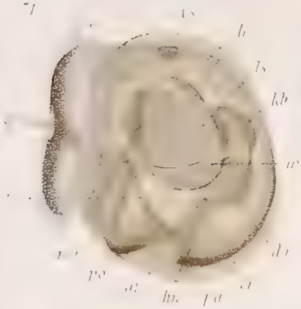
49.


v
vs
ml
dr
ro
vl
ml
w
at

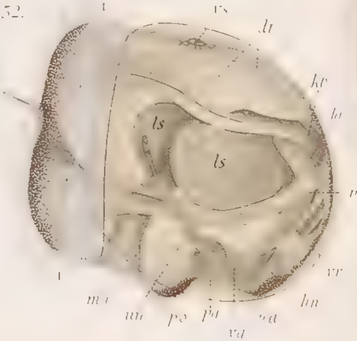
50.


vs
dr
kb
ml
vl
ml
w
c
pa

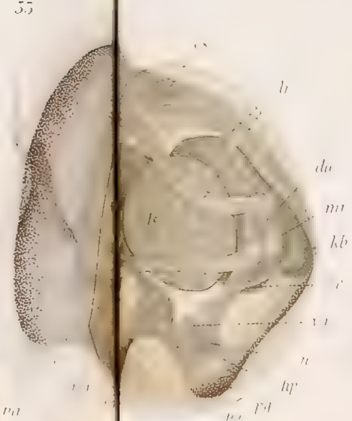
51.


vs
h
ls
kb
wl
dr
pe
at
hn
pa

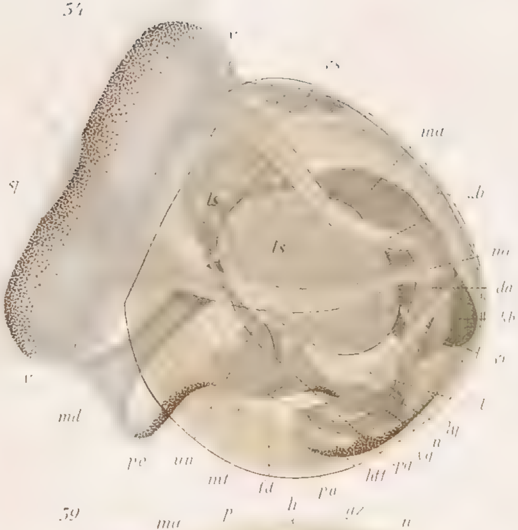
52.


vs
dr
sp
kr
h
ls
ls
va
vr
hn
ml
un
pe
pa
va

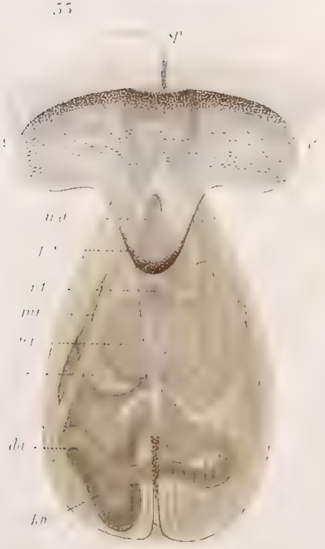
53.


h
sp
da
ma
kb
ls
n
hp
pe
pa

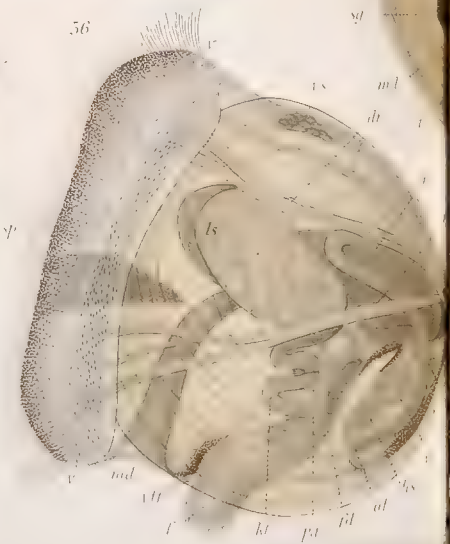
54.


vs
ma
sq
db
ls
ls
ma
da
kb
v
md
pe
un
mt
td
pa
htt
pa
vd
n
hy

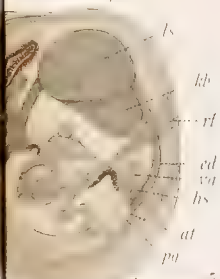
55.


sp
v
ud
mt
da
kn

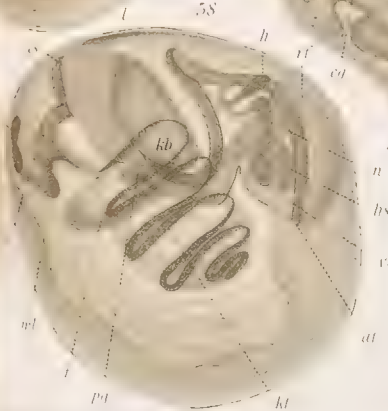
56.


v
vs
ml
dr
sp
ls
v
md
vh
f
kt
pa
pd
at
hs

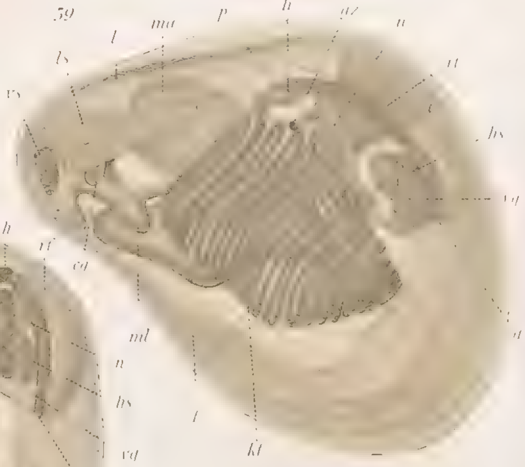
57.


ls
kb
vs
cl
rf
sq
cd
va
hs
at
pa

58.


h
rf
kb
n
hs
vd
at
ml
pd
kt

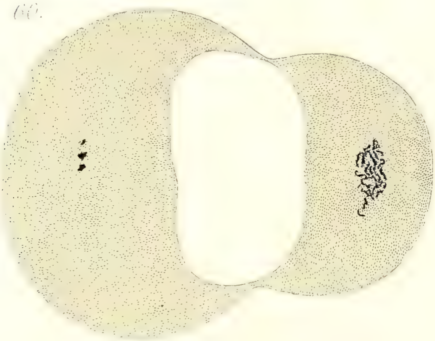
59.


mu
p
h
az
n
ls
vs
hs
vq
cd
md
kt

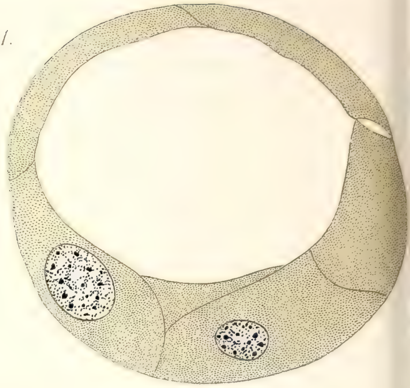
J. Meisenheimer gez.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

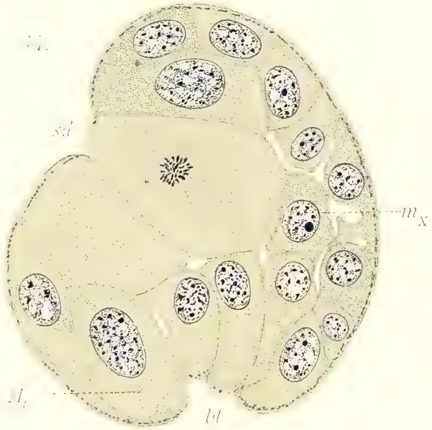
60.



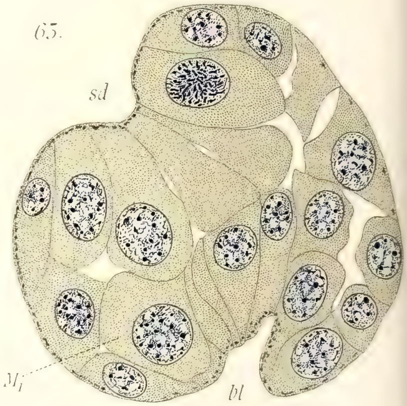
61.



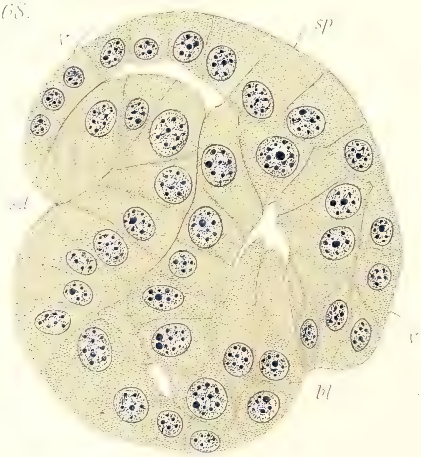
64.



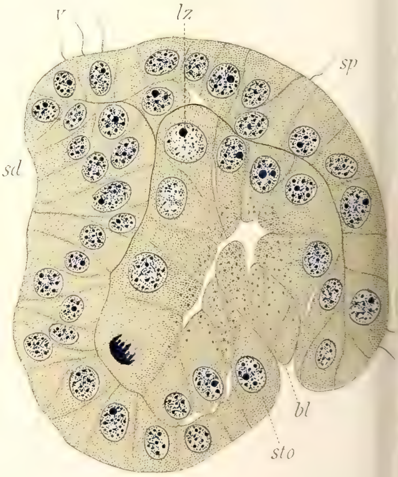
65.



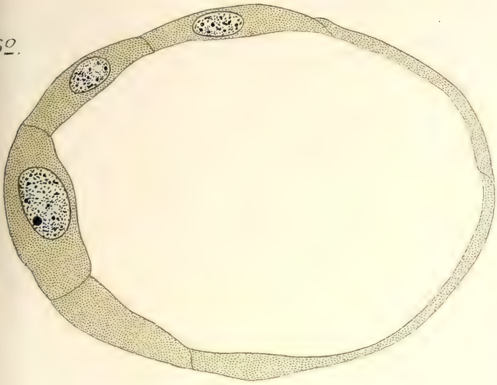
68.



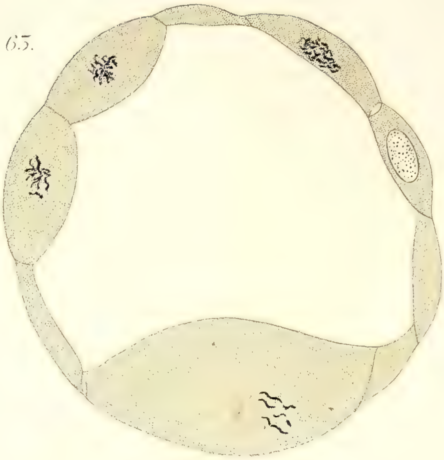
69.


v
lz
sp
sd
bl
sto

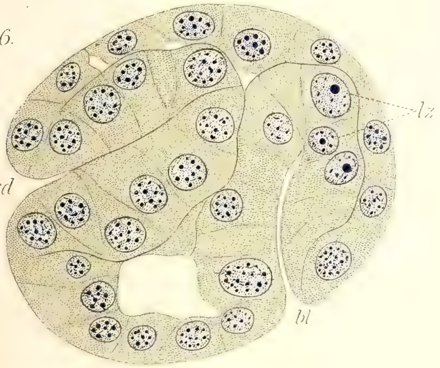
62.



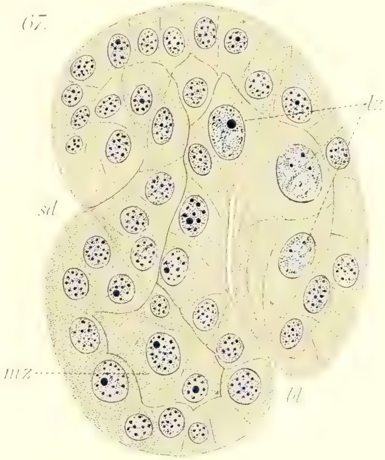
63.



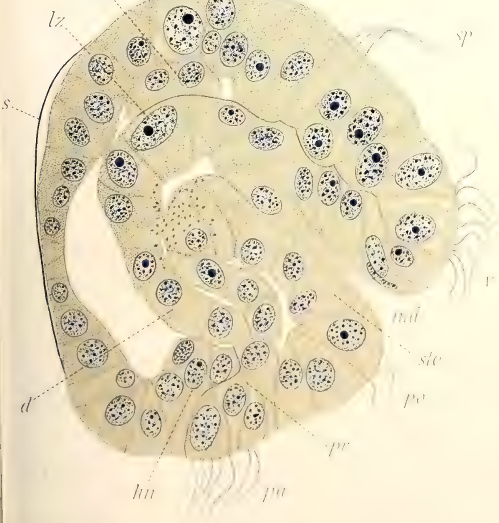
66.



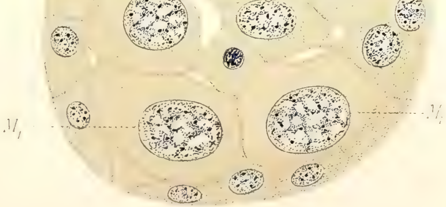
67.



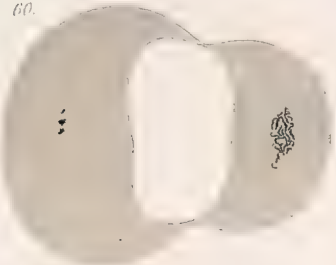
70.


v
mz
lz
sp
s
v
nd
stc
d
po
pr
hu
pa

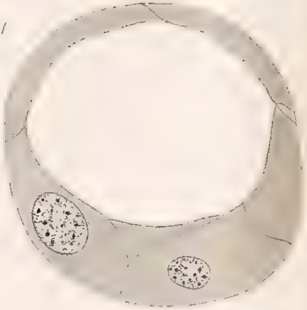
71.


dz
M_{III}
M_{III}
M_{II}
M_{II}
M_I
M_I

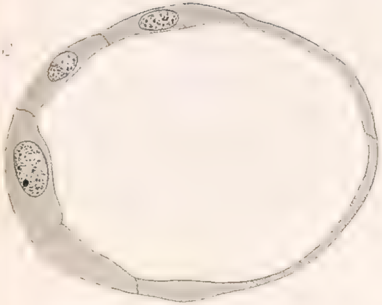
60.



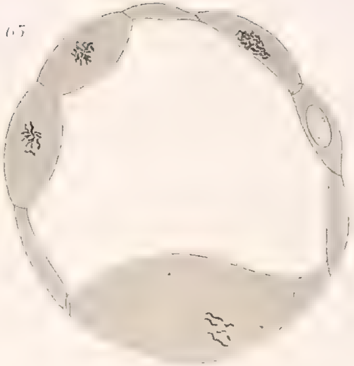
61.

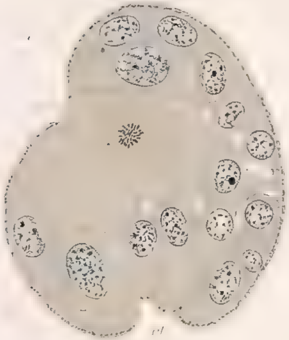


62.

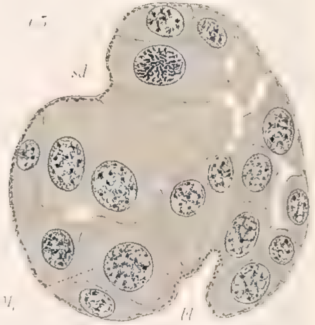


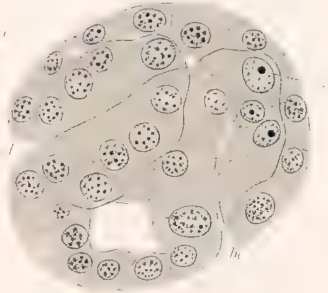
63.



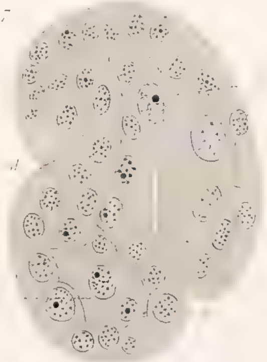


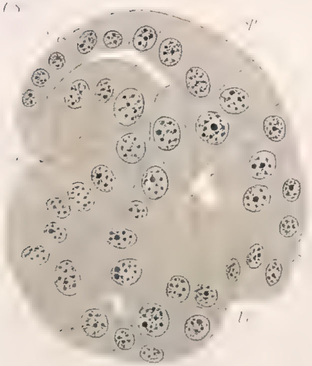
65.

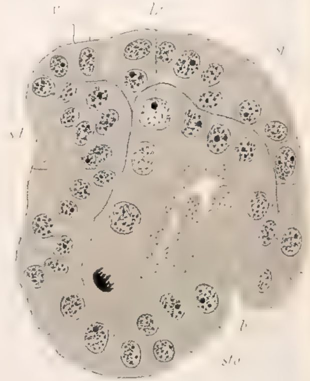




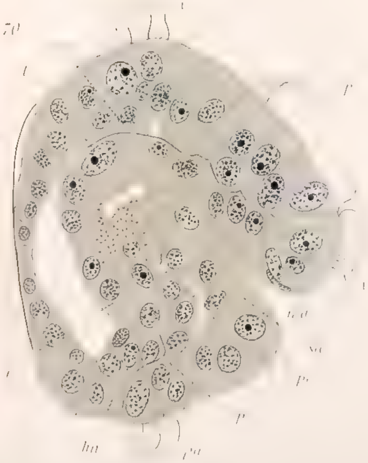
67.



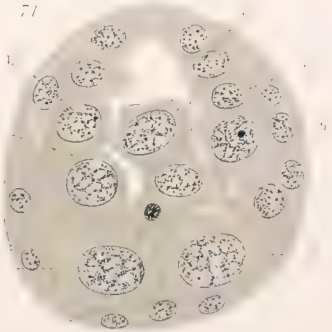



v
k
sd
st
h
sto

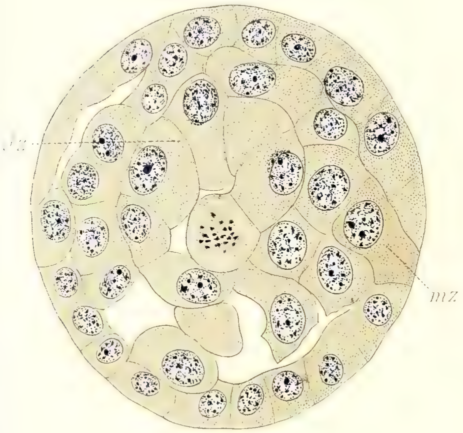
70.



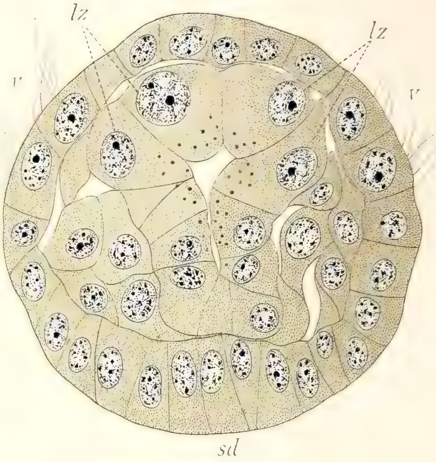
71.



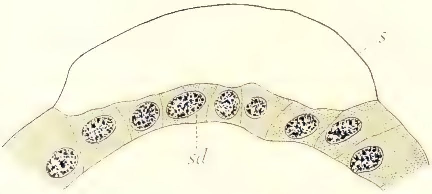
72.



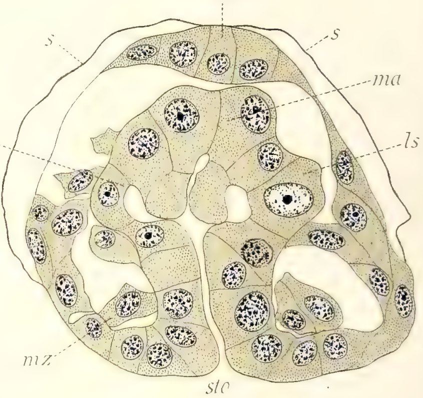
73.



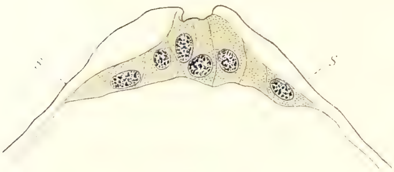
77.



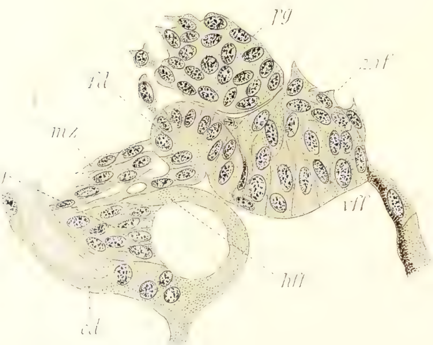
78.


sd
s
s
ma
ls
ls
mz
sto

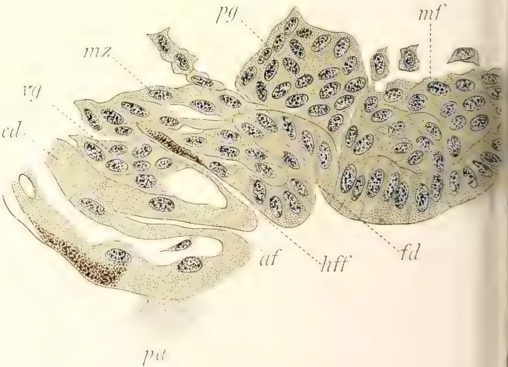
79.



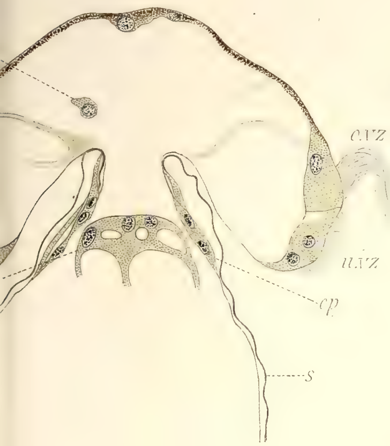
82.


pg
fd
mz
vg
vff
hff
cd

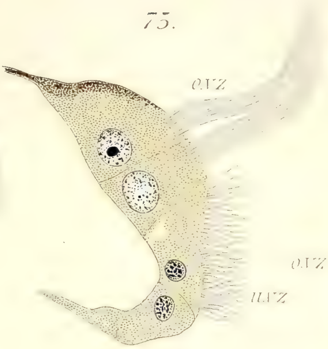
83.


pg
mf
mz
vg
cd
af
hff
fd
pd

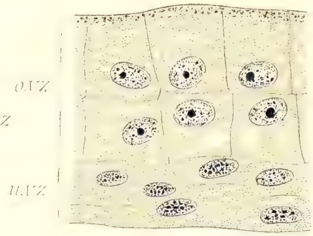
74.



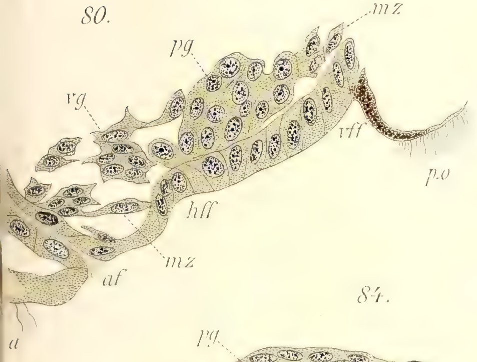
75.



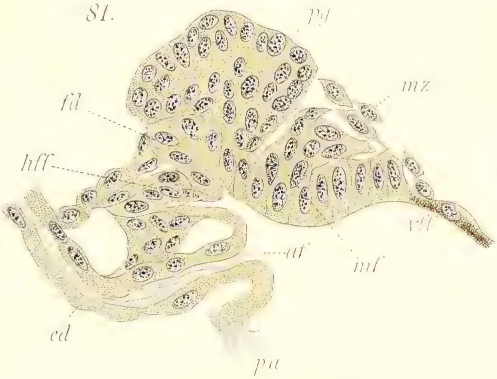
76.



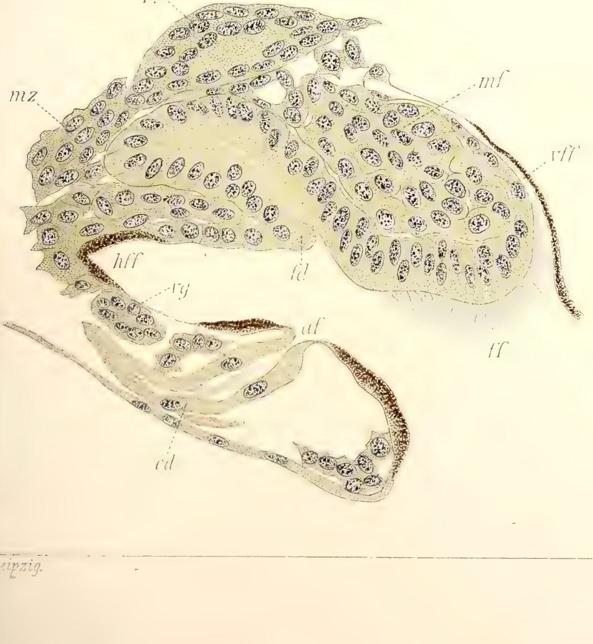
80.


mz
pg
vg
vff
p.o
hff
mz
af
a

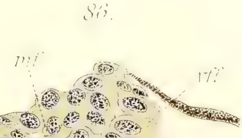
81.


pg
mz
fd
hff
vff
af
mf
ed
pa

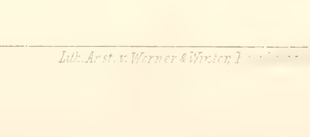
84.


pg
mf
mz
vff
hff
fd
vg
af
ff
ed

83.



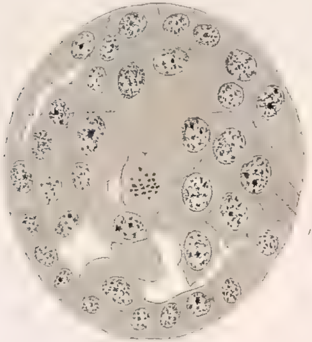
86.



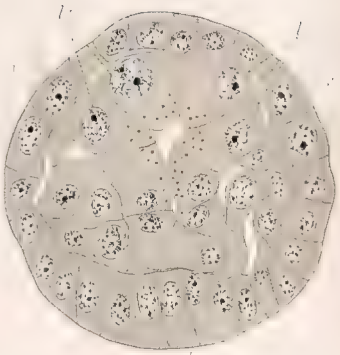
nn, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, F

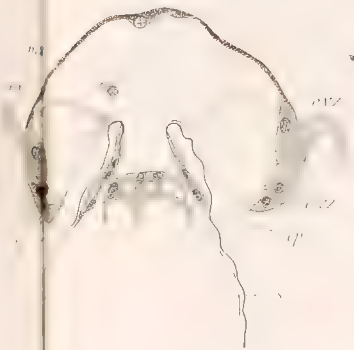
72



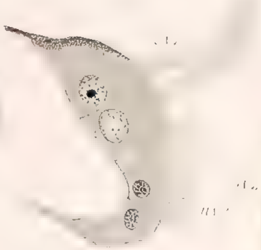
73



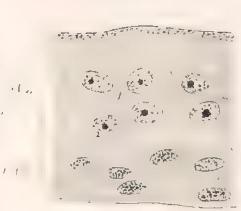
74



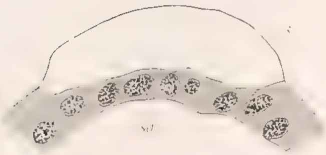
75



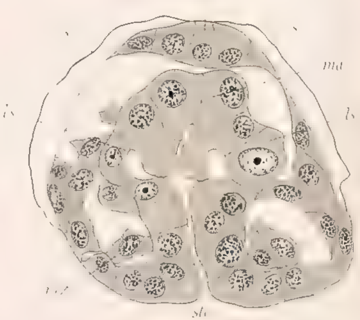
76



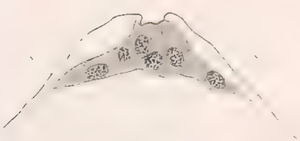
77



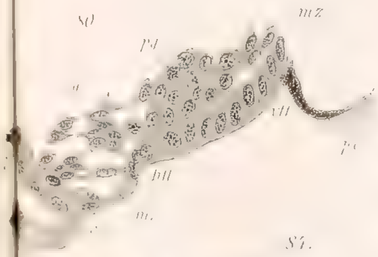
78



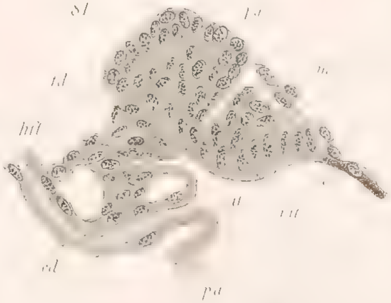
79



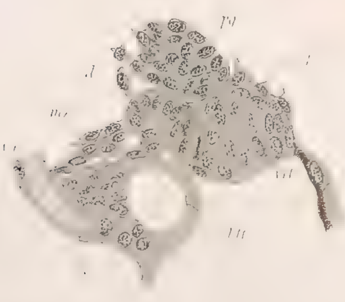
80


pd
mz
vtt
htt

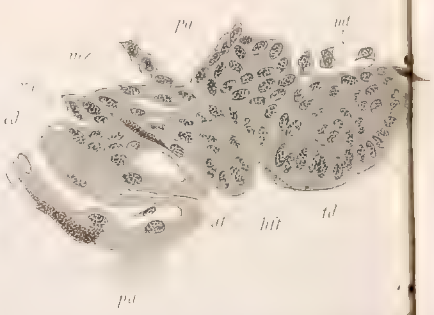
81


pd
td
htt
vd
pd

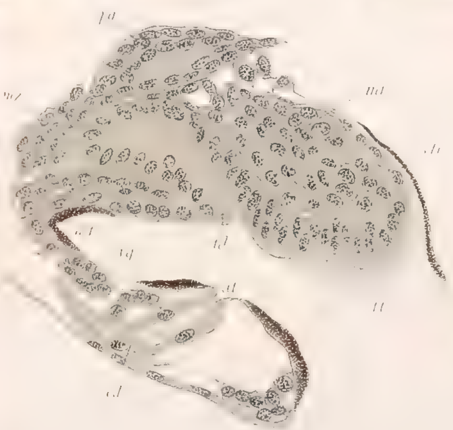
82



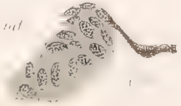
83


pd
md
mz
htt
td
pd

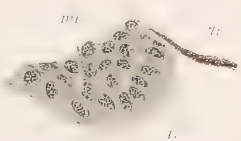
84


pd
mz
md
td
td
vd

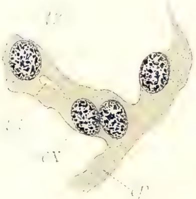
85



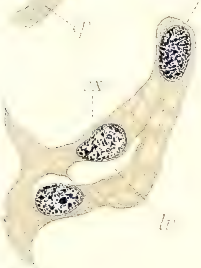
86



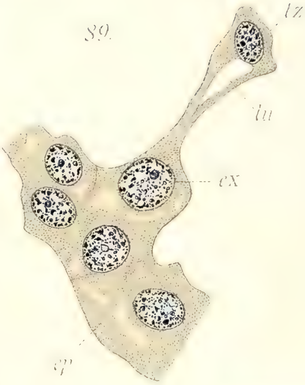
87.

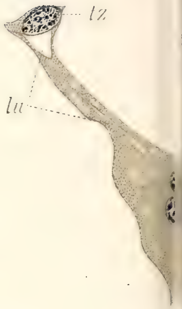


88.

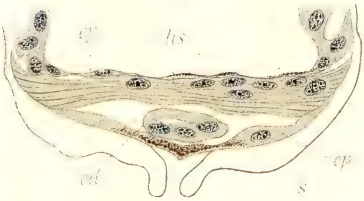


89.

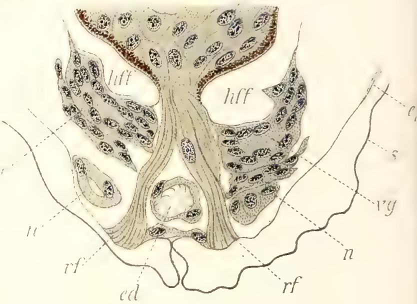




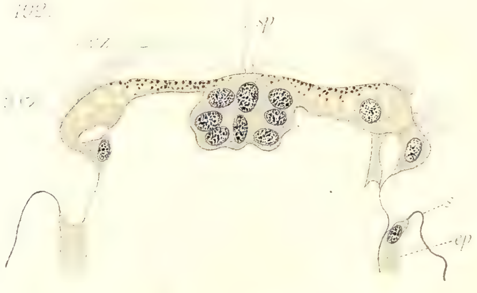
99.



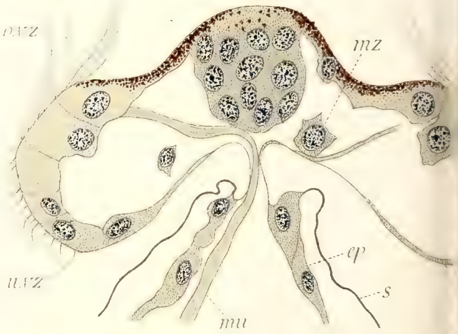
100.


f
hff
hff
ep
s
vg
vg
n
n
rf
ed
rf

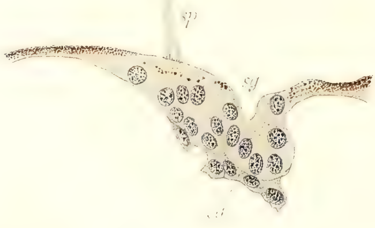
102.


sp
ovz
uvz
s
ep

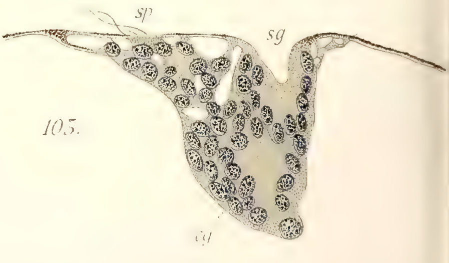
103.


sp
ovz
mz
uvz
ep
s
mu

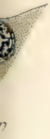
104.



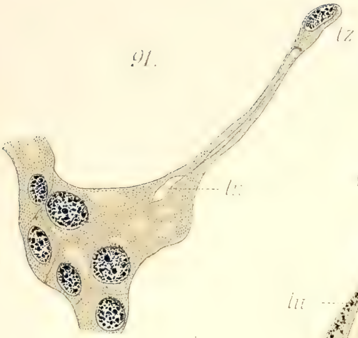
105.



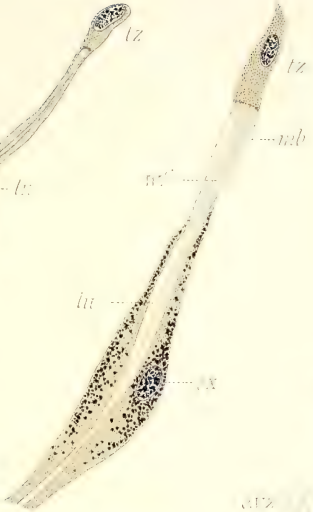
Taf. VIII.



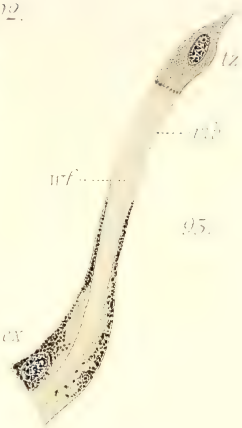
91.



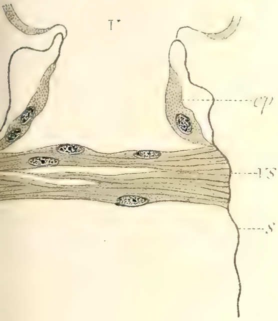
92.


tz
mb
wf
lu
cx

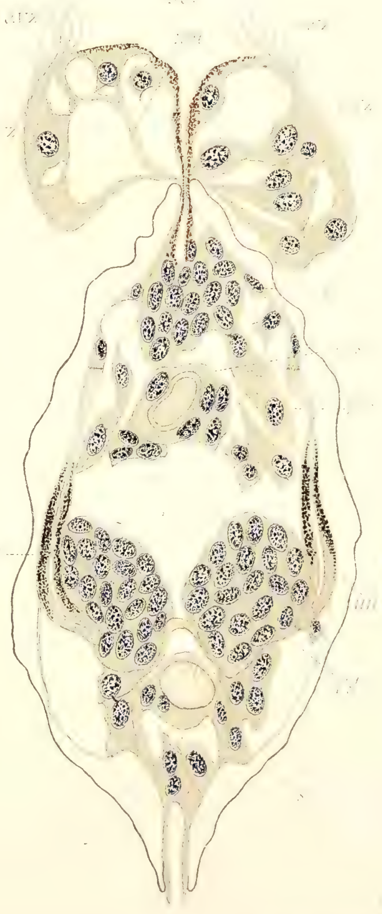
93.



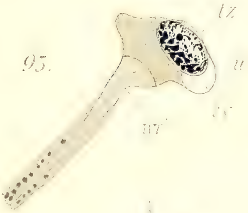
101



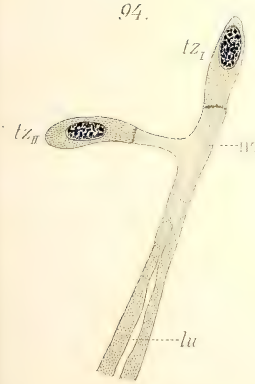
98.



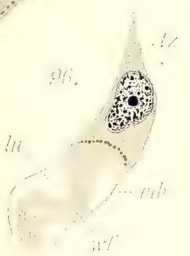
95.



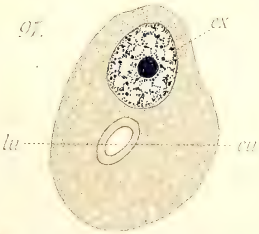
94.


tz_I
tz_{II}
wf
lu

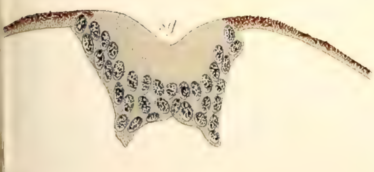
96.



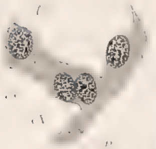
97.

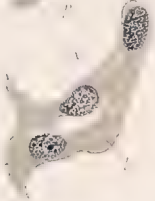


106.

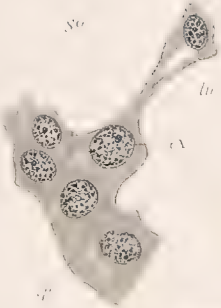


87.

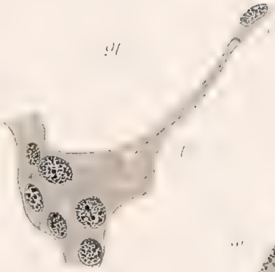




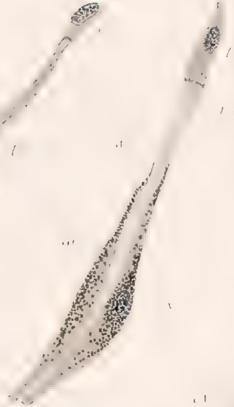
89



91

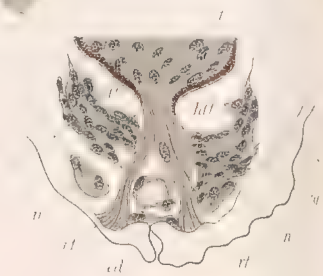


92

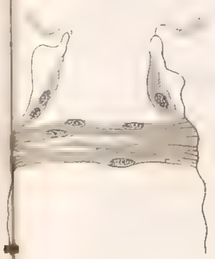


93

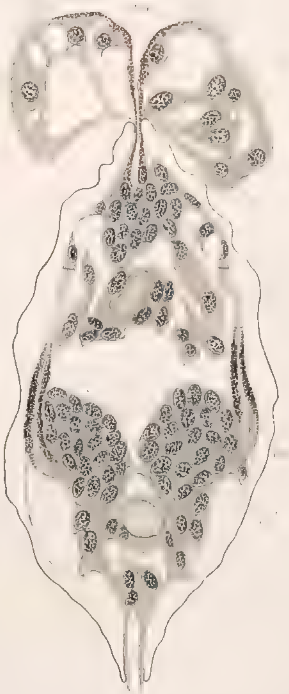
100


t
t'
ldt
n
rt
cd
n
rt

101

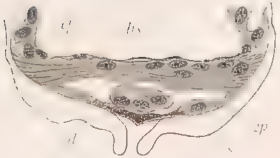


98

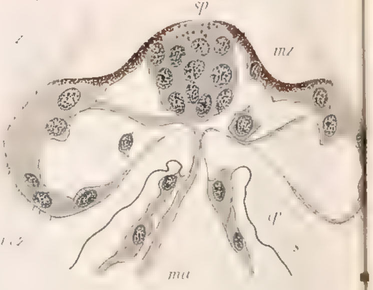


95

99

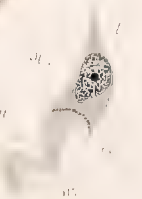


103



94

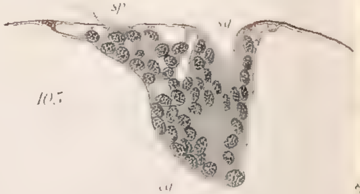
96



97

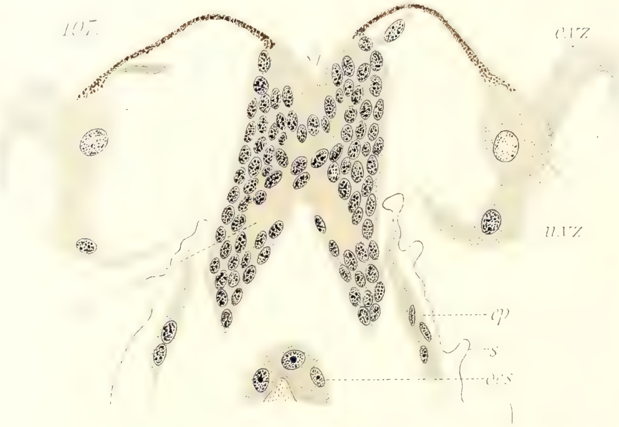
104

105

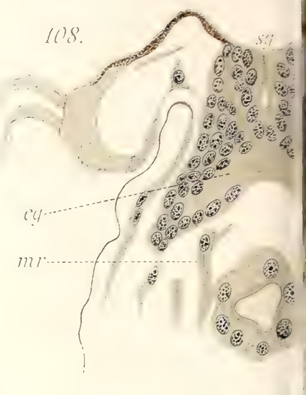


106

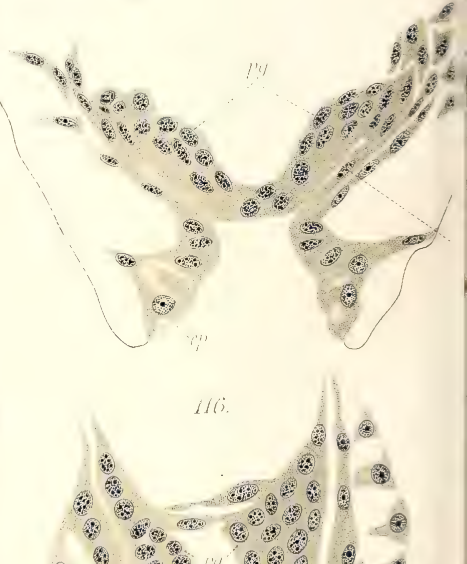
107.


sq
exz
uxz
ep
s
oes

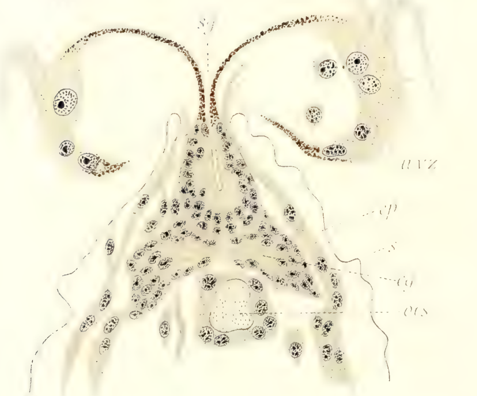
108.



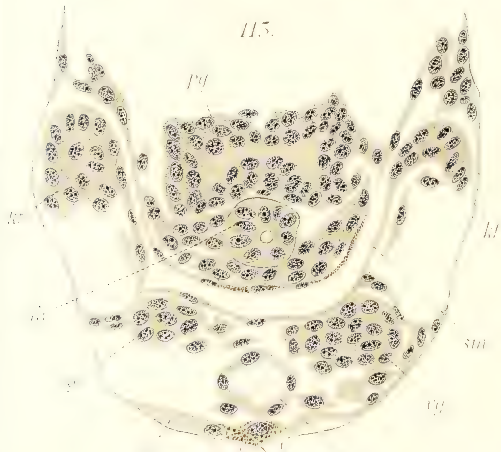
111.



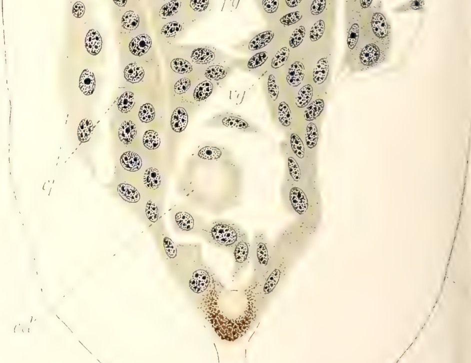
110.

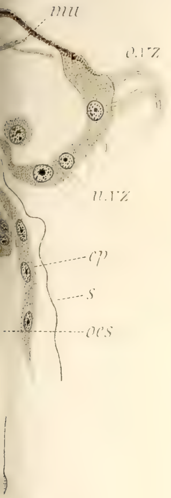

exz
sq
uxz
ep
s
eg
oes

115.


pg
kr
kf
sm
vg

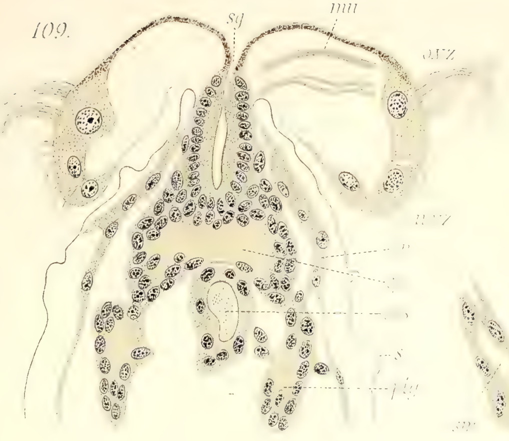
116.





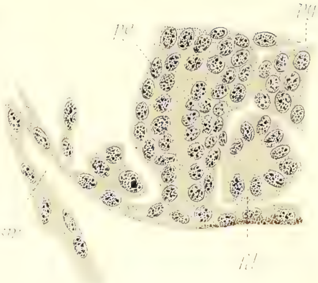
mu
o.vz
u.vz
cp
s
oes

109.

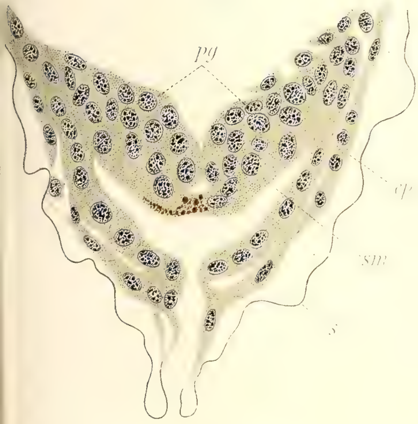


sg
mu
o.vz
u.vz
v
s
s
pg

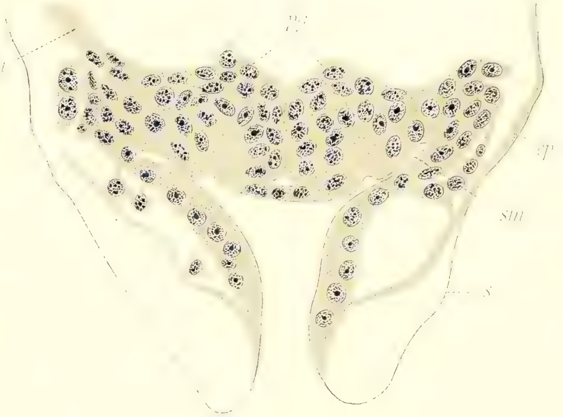
114.



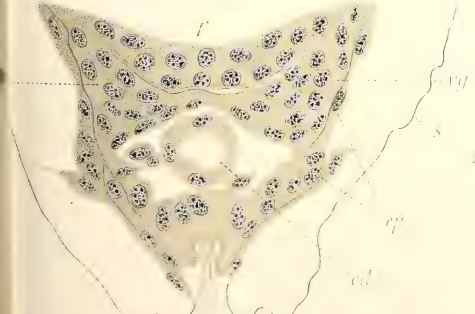
112.



113.

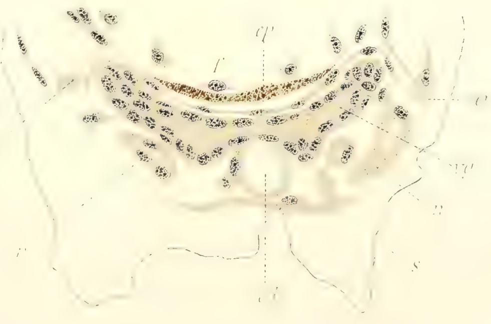


117.

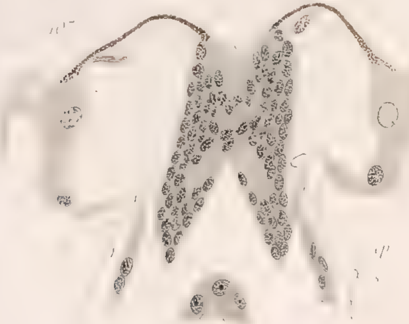


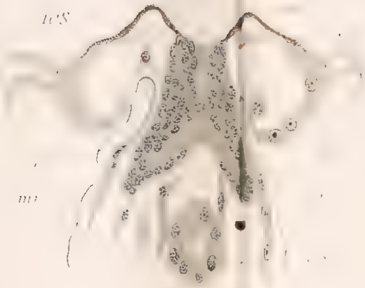
r
vg
s
sn
cp
cd
pu

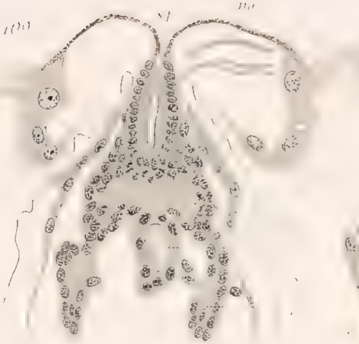
118.

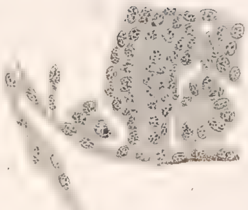


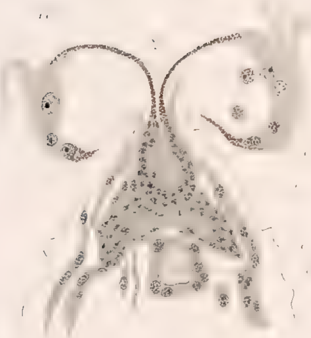
cp
r
cv
vg
n
s
sn
r
d

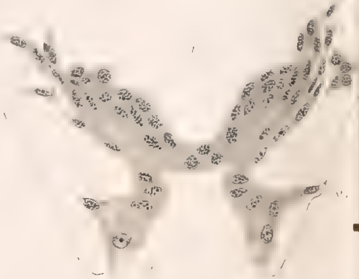

107

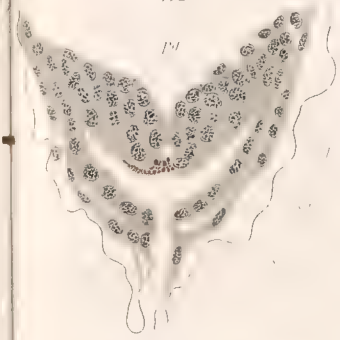

108
mi

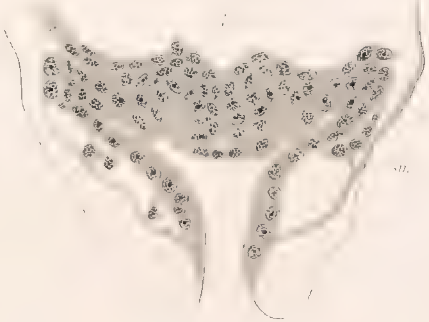

109

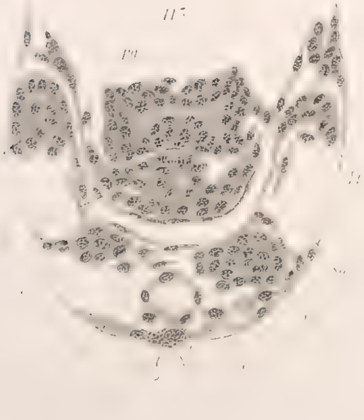


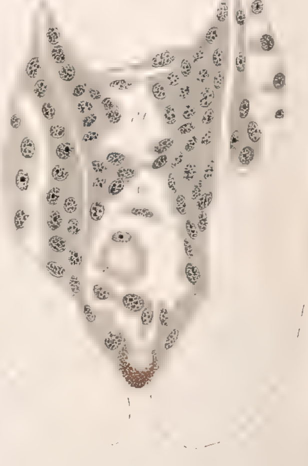


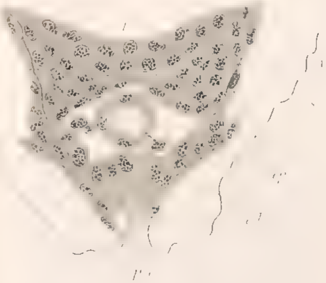

111

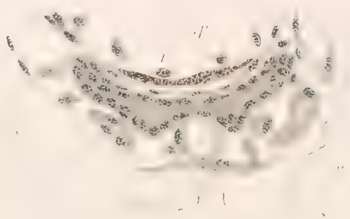

112



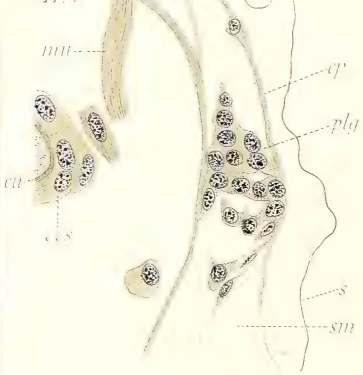



116

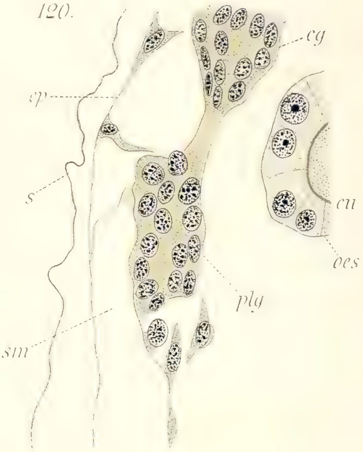

117


118

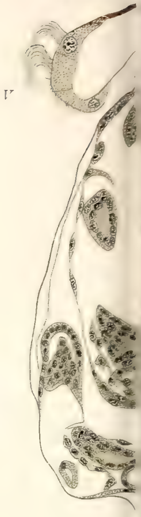
119.


mu
ep
plg
cu
oes
s
sm

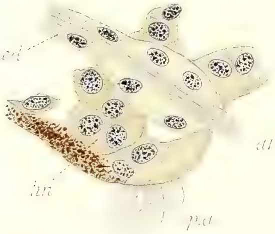
120.


cg
ep
s
cu
oes
plg
sm

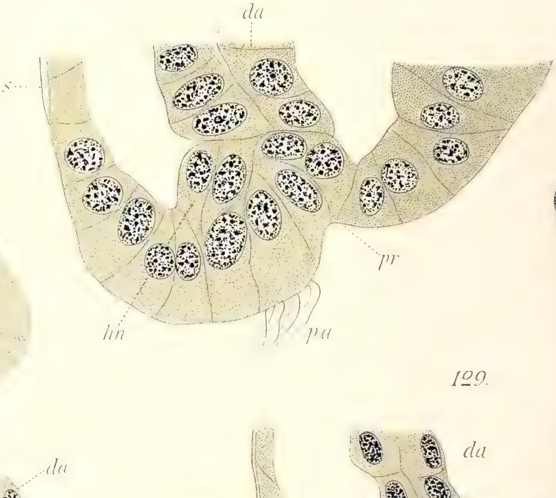
121.



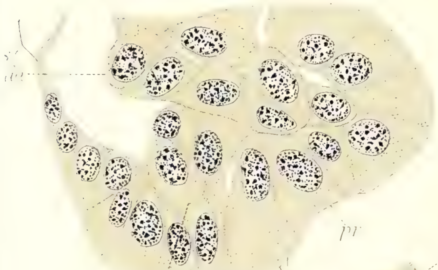
125.



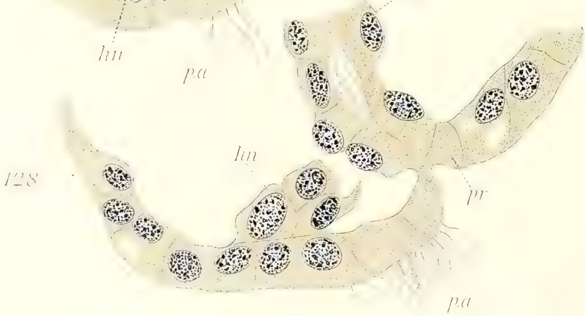
127.



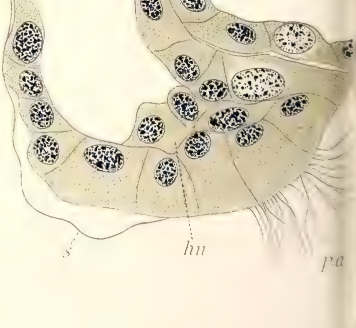
126.



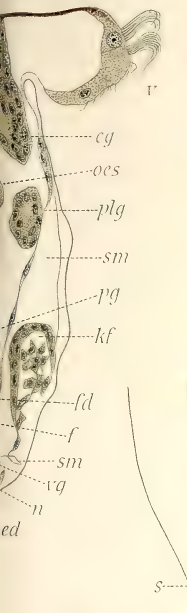
128



129.

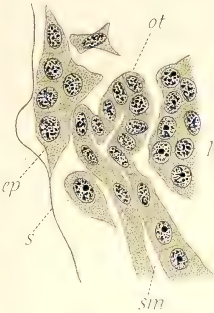


Taf. X.

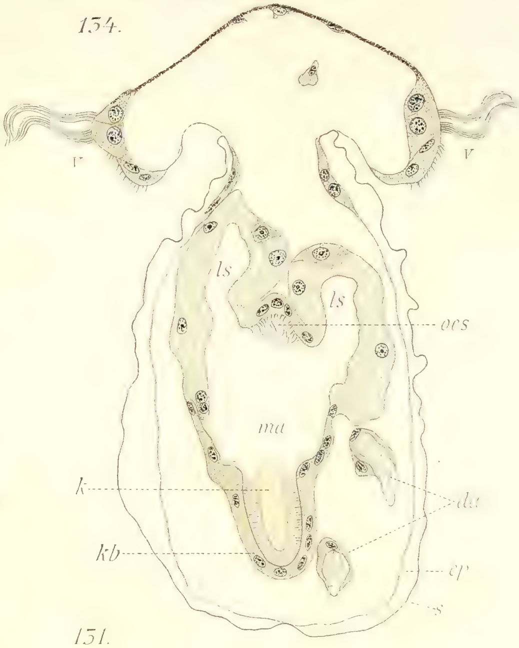


v
cg
oes
plg
sm
pg
kf
fd
f
sm
vg
n
ed
s

122.

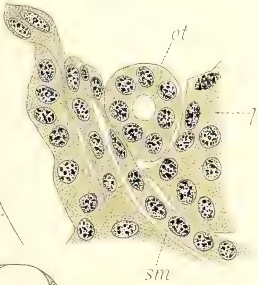


134.

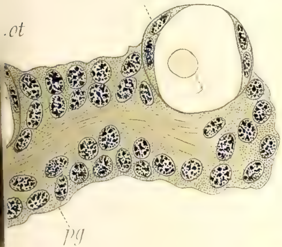


v
v
ls
ls
oes
ma
k
kb
da
ep
s

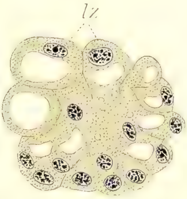
123.



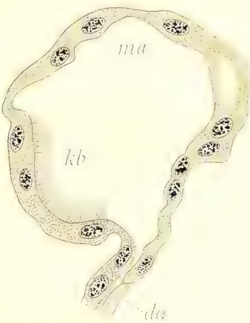
124.



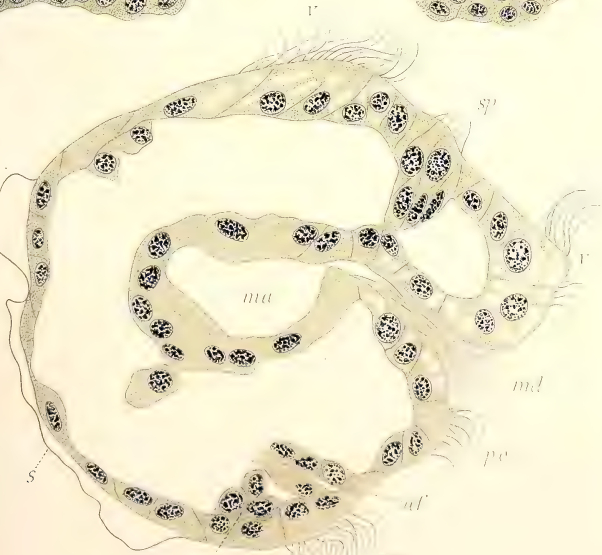
131.



132.

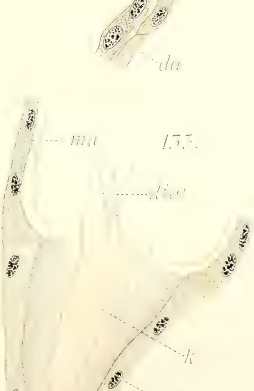


130



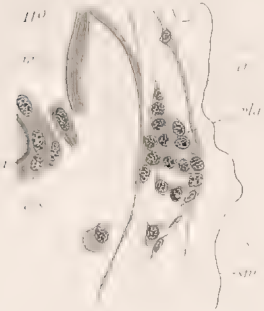
v
sp
v
ma
md
s
pe
af
hn
pa

133.

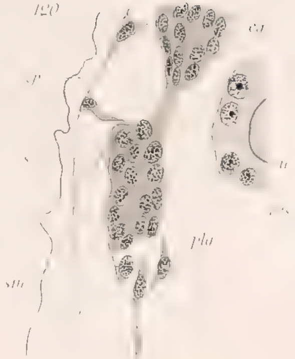


n, Leipzig.

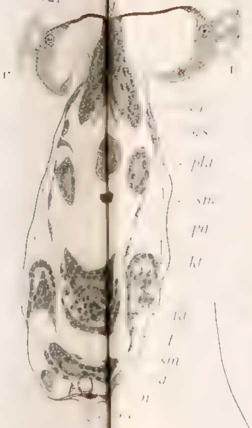
119



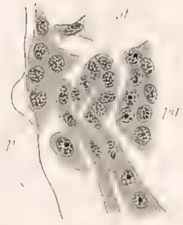
120



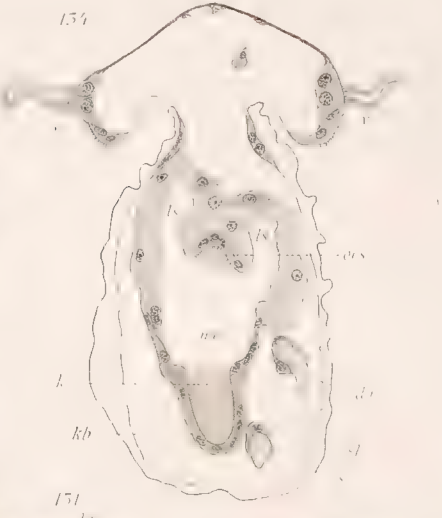
121



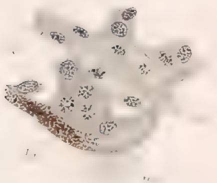
122



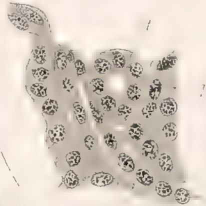
134



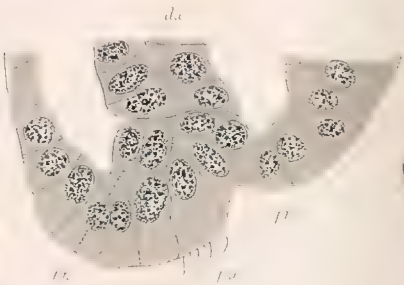
123



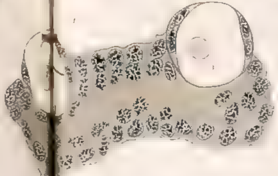
125



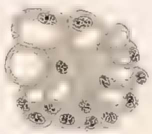
127



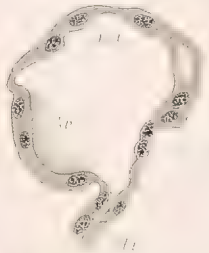
124



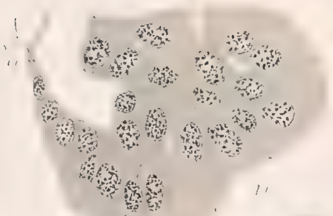
131



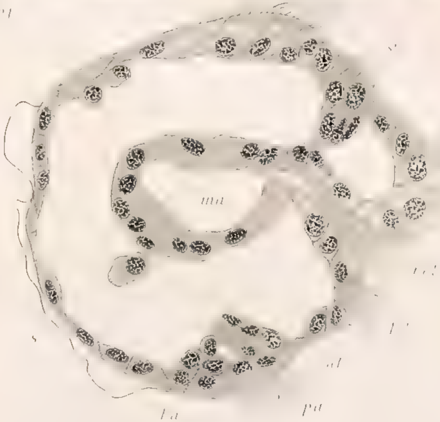
132



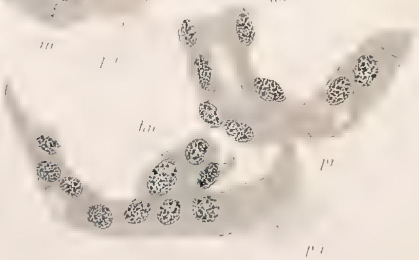
126



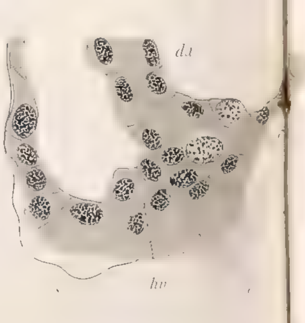
130



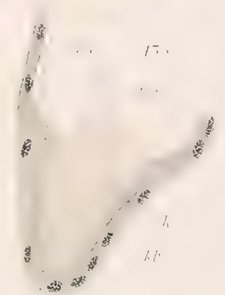
128



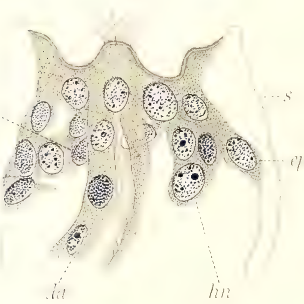
129



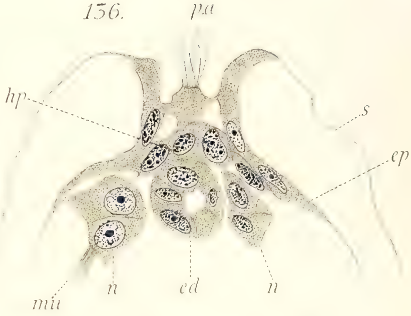
133



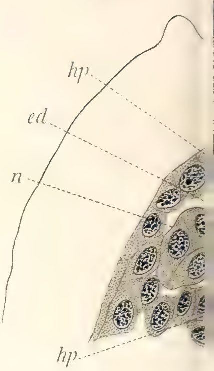
135.


pa
hn
s
ep
da
hn

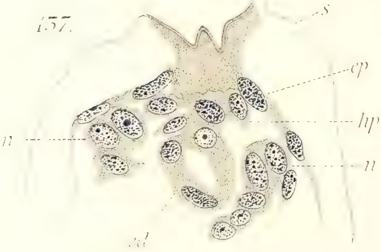
136.


pa
hp
s
ep
mu
n
ed
n

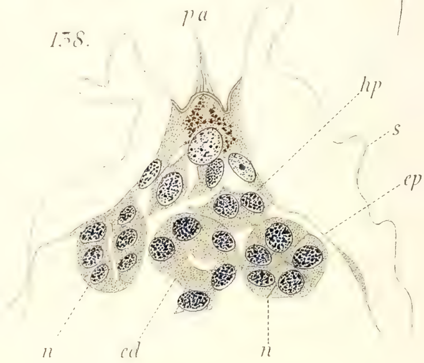
139.



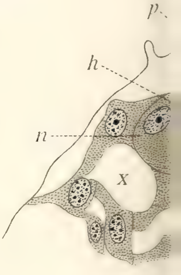
137.



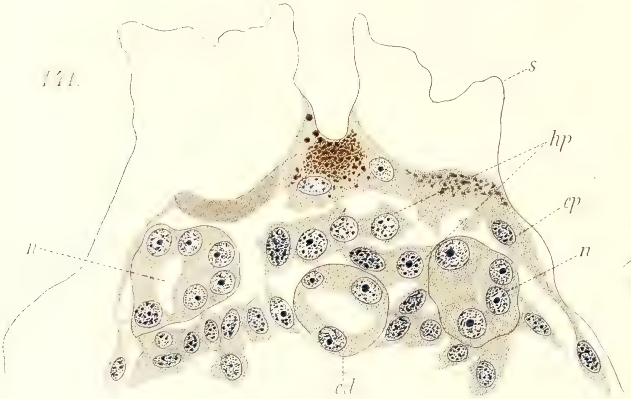
138.


pa
hp
s
ep
n
ed
n

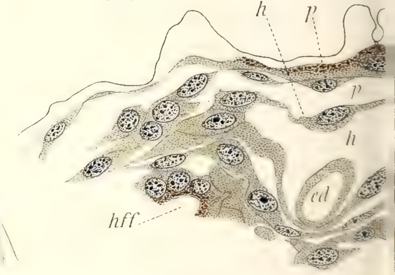
1



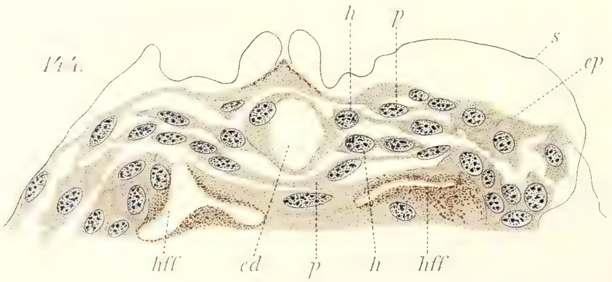
141.



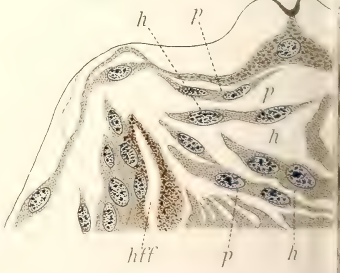
146.

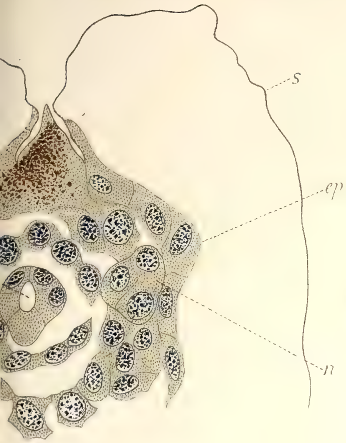


144.

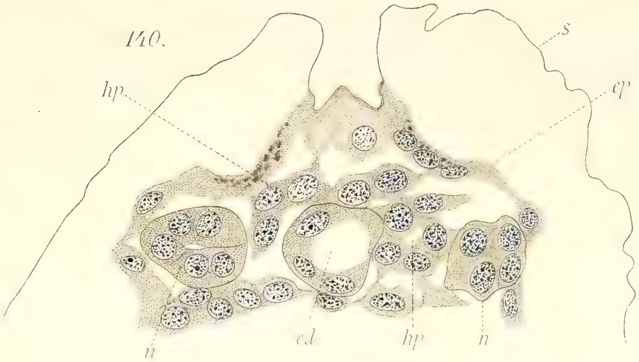

h
p
s
ep
hff
ed
p
h
hff

145.

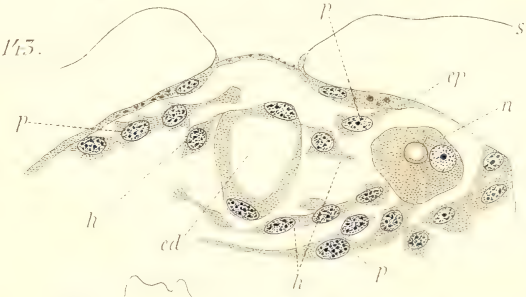


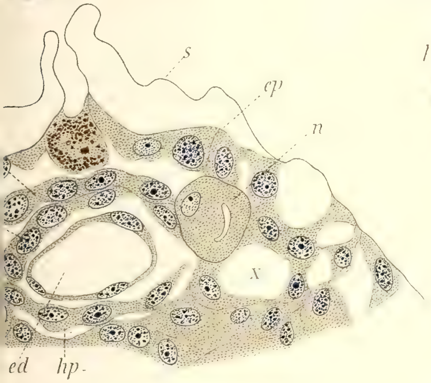


140.

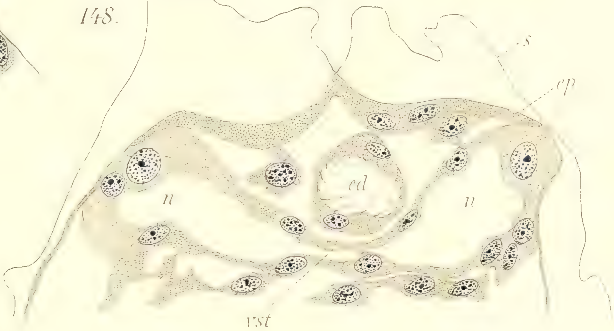

hp
s
ep
n
ed
hp
n

143.

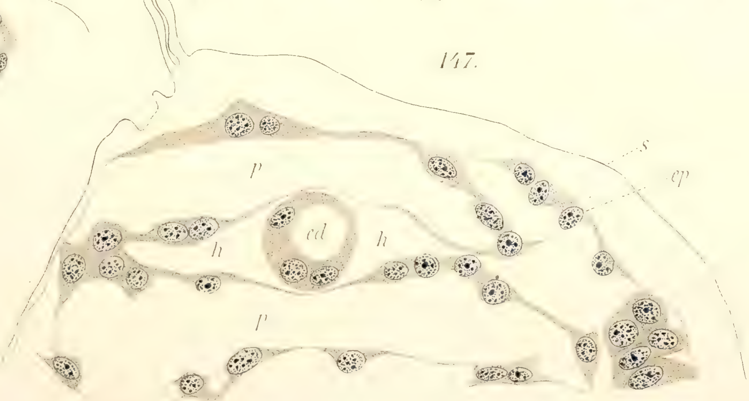

p
s
ep
p
n
h
ed
h
p

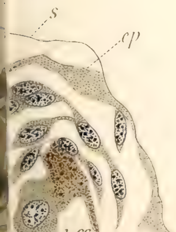


148.

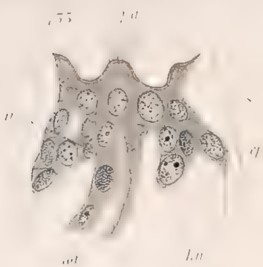

s
ep
n
ed
n
vst

147.

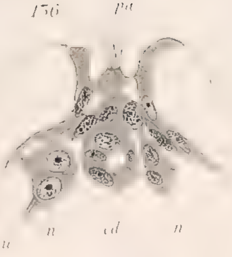




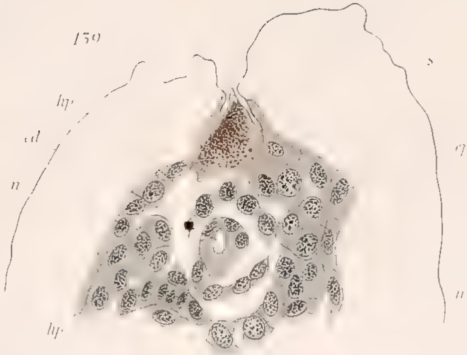
135


pa
hp
n
cp
mu
kn

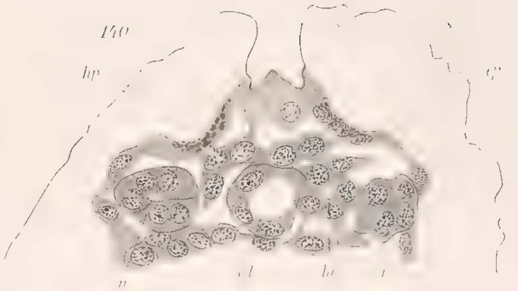
136


pa
cp
n
cd
n
mu

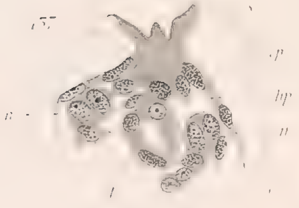
139


s
hp
cd
cp
n
n
hp

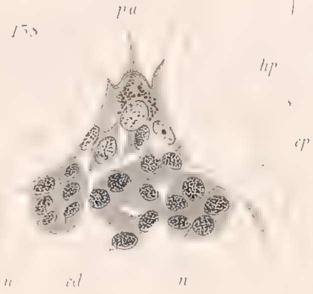
140



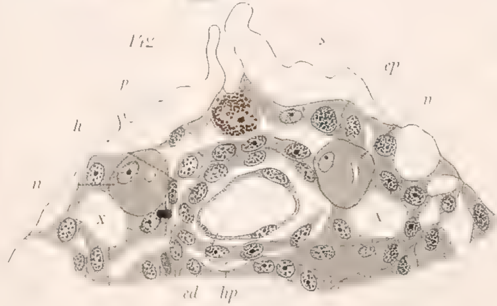
137



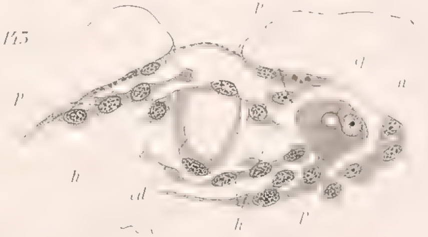
138


pa
hp
cp
n
cd
n

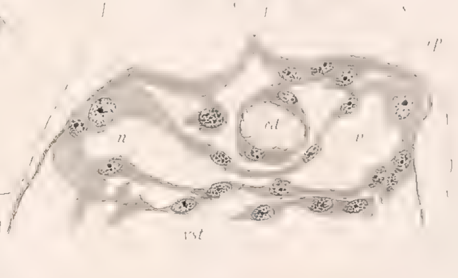
142


s
cp
p
n
h
n
x
x
cd
hp

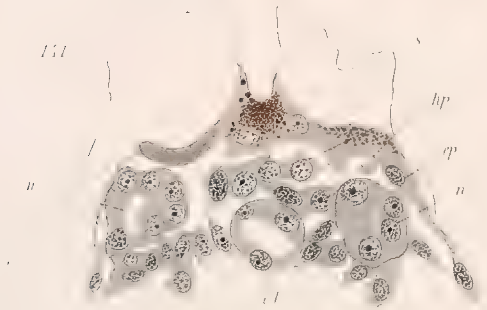
143


p
cl
n
p
h
cd
h
p

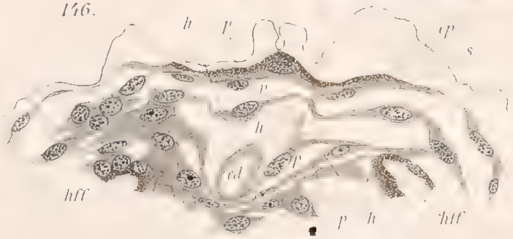
148



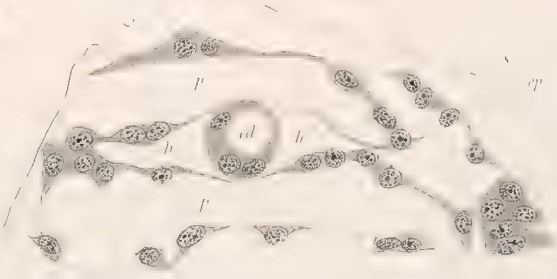
141



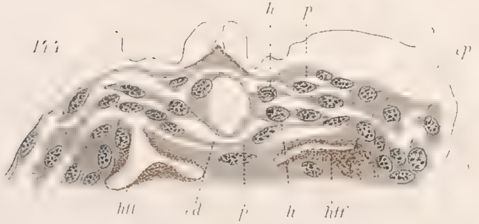
146.


h
p
cp
s
p
h
cd
p
hff
p
h
hff

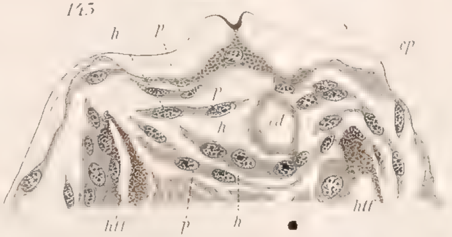
147

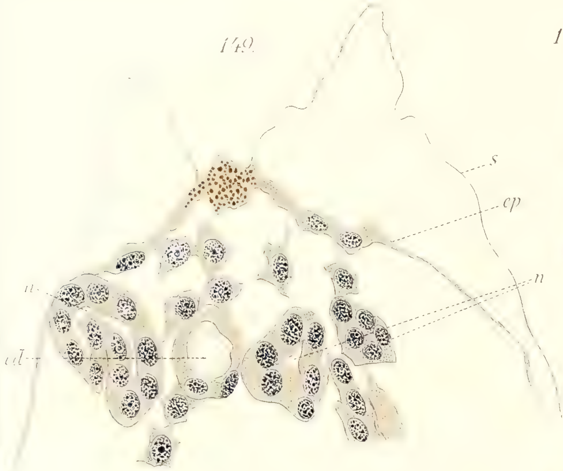


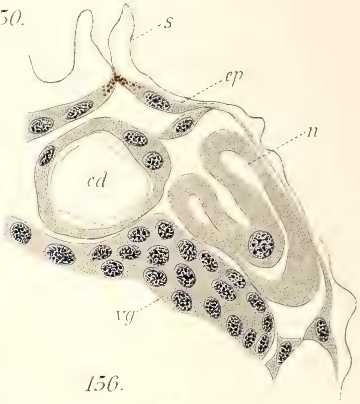
144

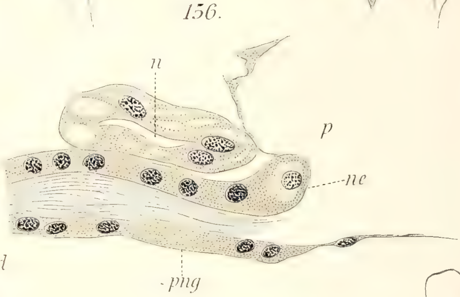

h
p
cp
hff
cd
p
h
hff

145

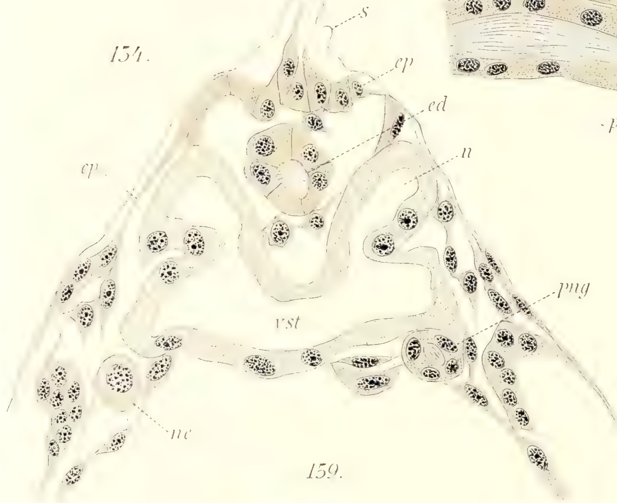

h
p
cp
p
cd
h
hff
p
h
hff

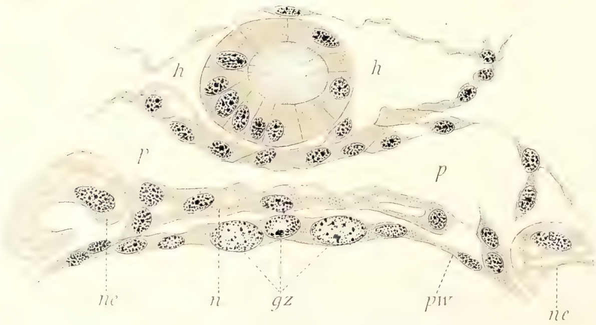

149.
n
s
ep
n
cd

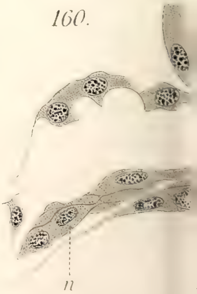

150.
s
ep
n
cd
vg

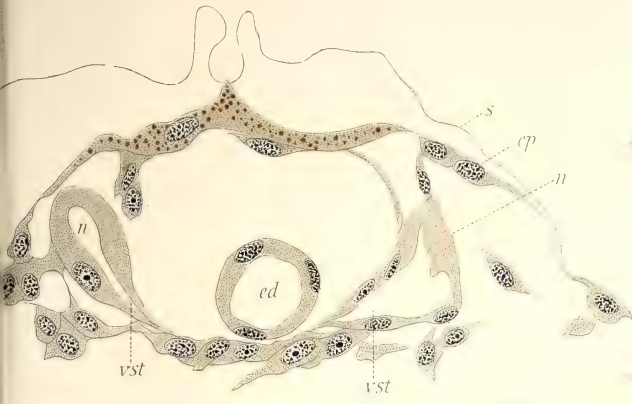

156.
n
p
ne
png

155.
n

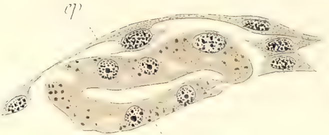

154.
s
ep
ed
n
ep
png
vst
ne


159.
h
h
p
p
ne
n
gz
pw
ne

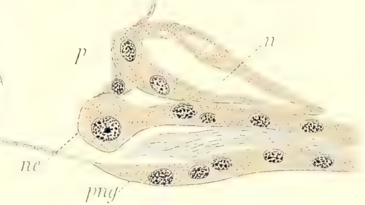

160.
n


s
ep
n
n
ed
vst
vst

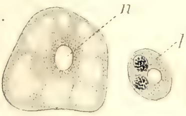
152.

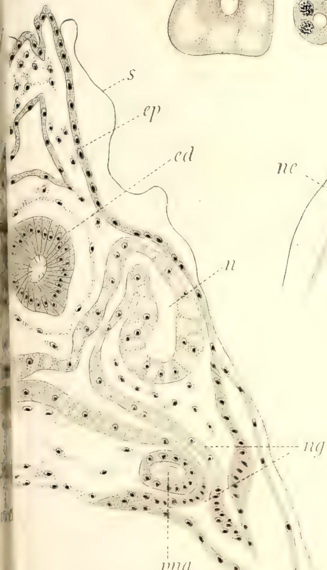


157.

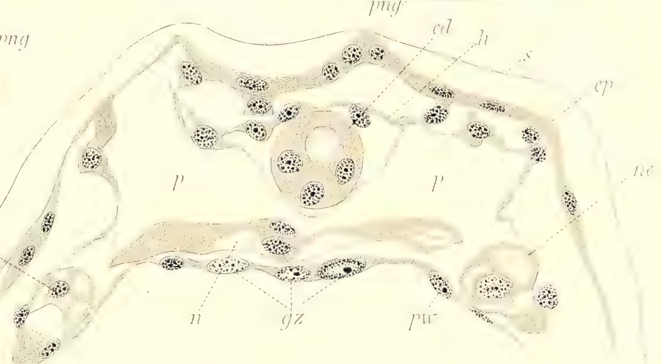


153.

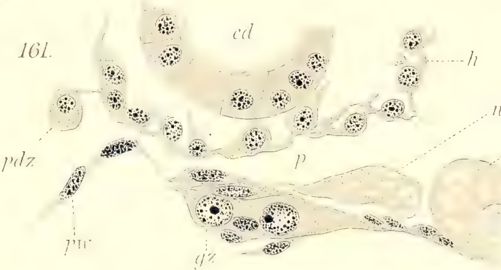


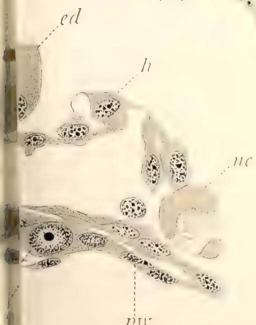

s
ep
ed
n
ng
png

158.

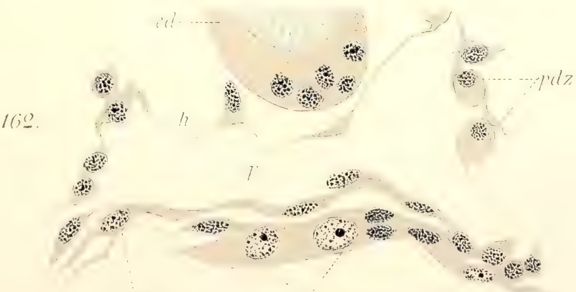

ed
h
s
ep
p
p
ne
ne
n
gz
pw

161.


ed
h
n
png
p
pdz
pw
gz



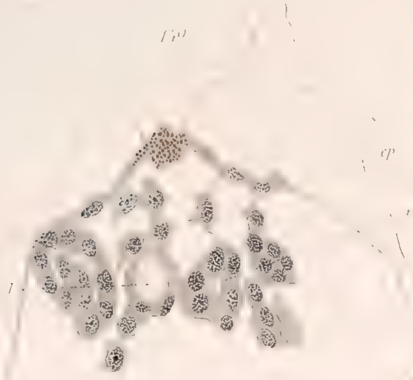
162.


ed
h
pdz
p
pw
gz

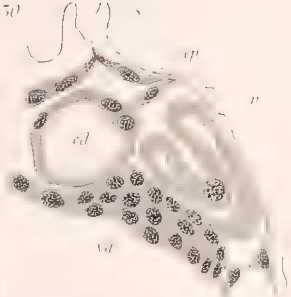
ann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ⁰/M.

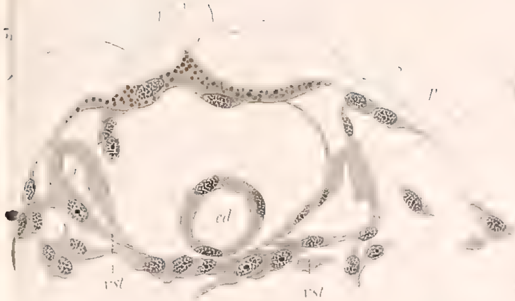
149



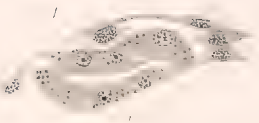
150



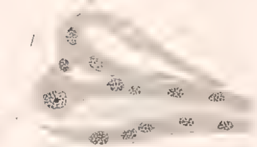
151



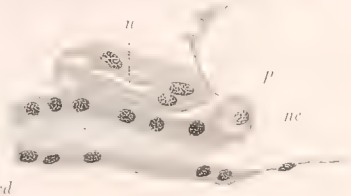
152



157

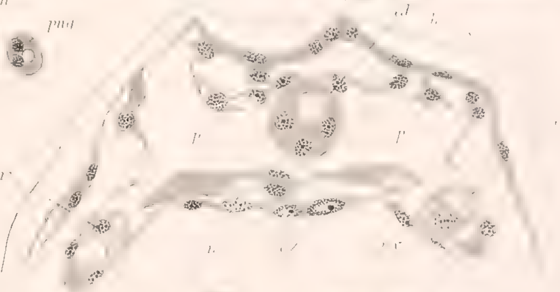


156

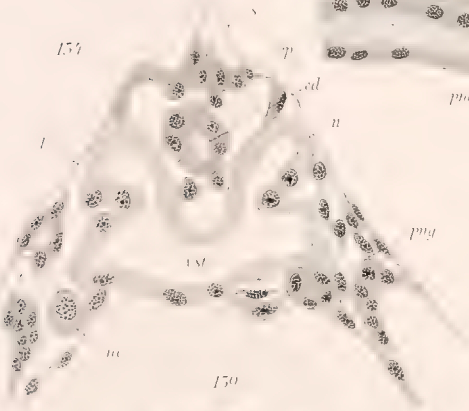


155

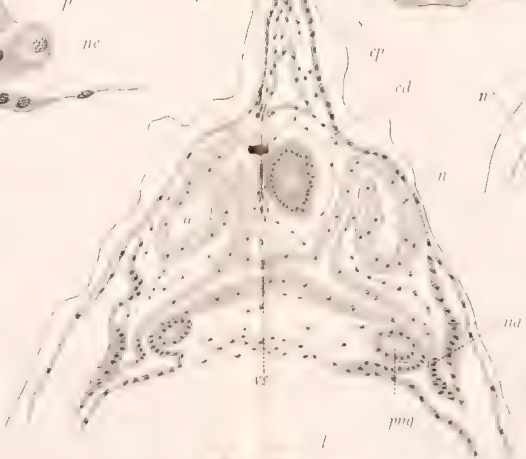
158



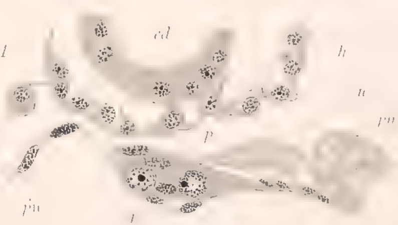
154


p
cd
n
l
pmg
vst
nc

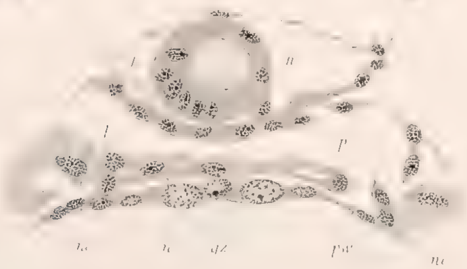
153


cp
cd
n
n
nd
vs
pmg

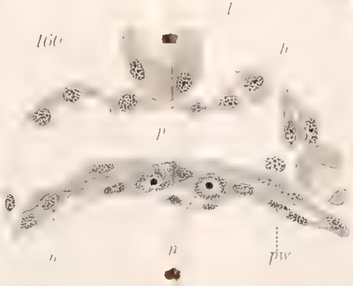
161


cd
h
n
pmg
pdz
p
pw
l

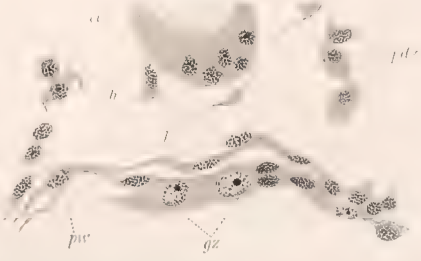
159


l
n
l
p
h
h
gz
pw
nc

160



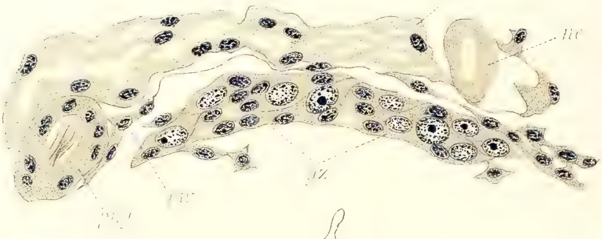
162


cd
pdz
h
l
pw
gz

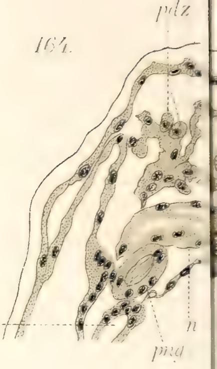
Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

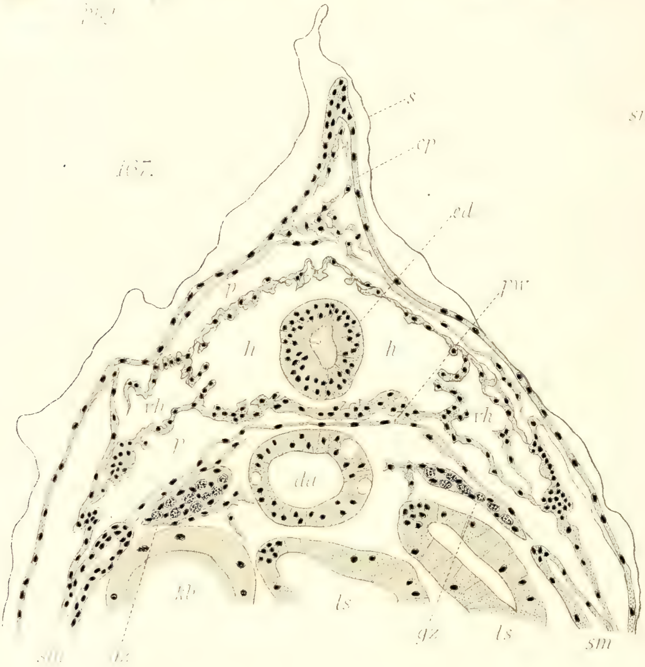
163.


n
ne
rw
gz
pmg

164.

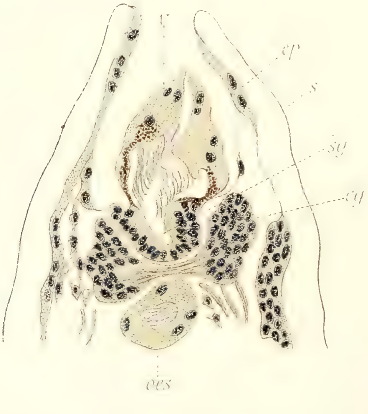


167.

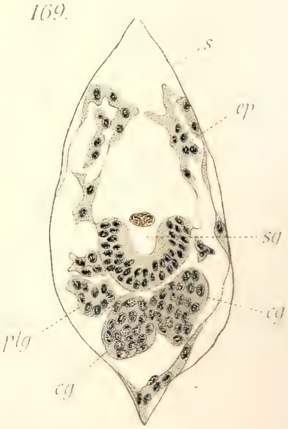

s
ep
ed
rw
p
h
h
rh
rh
p
da
kb
ls
sm
dz
gz
ls
sm

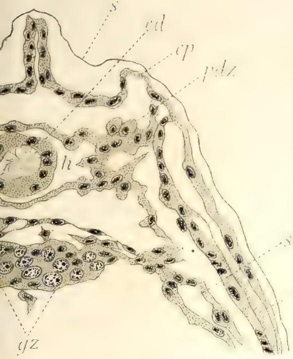
166.

168.

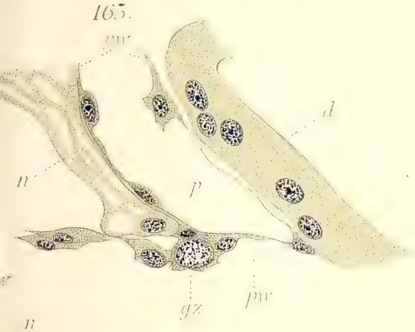

ep
s
sg
cg
oes

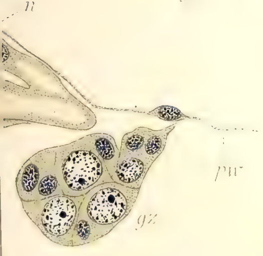
169.


s
ep
sg
cg
plg
cg

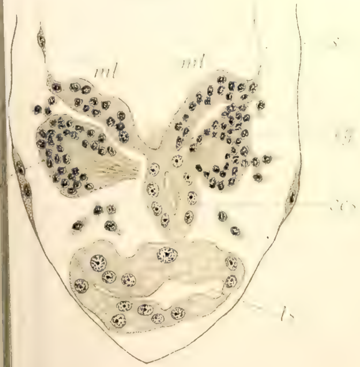

s
cd
cp
pdz
h
sm
kf
gz

169.

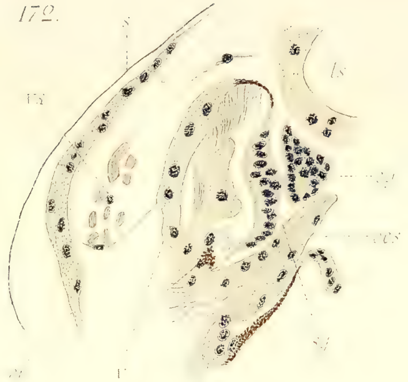




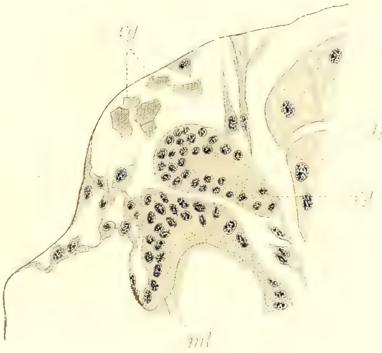
170.


ml
ml
s
cg
ses
ls

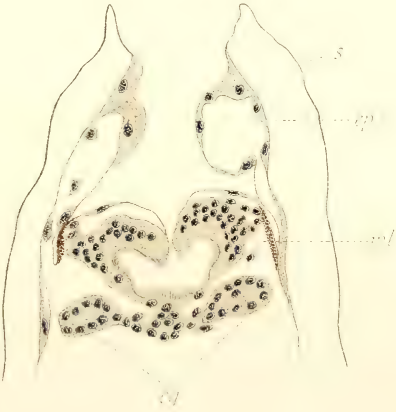
172.


s
vs
ls
cg
ves
st
cg
v

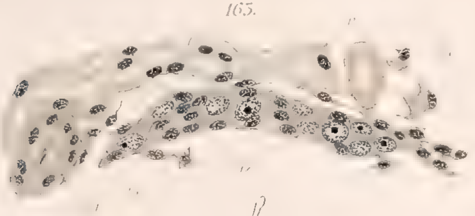
173.

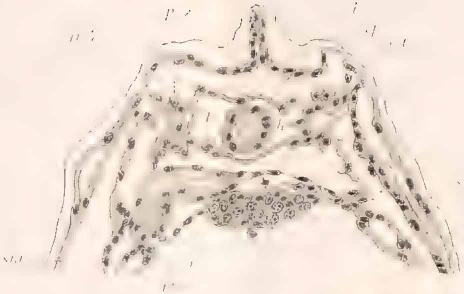


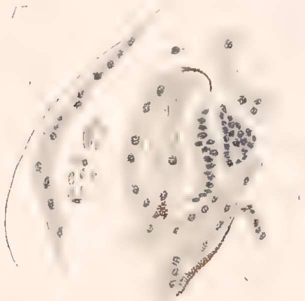
171.

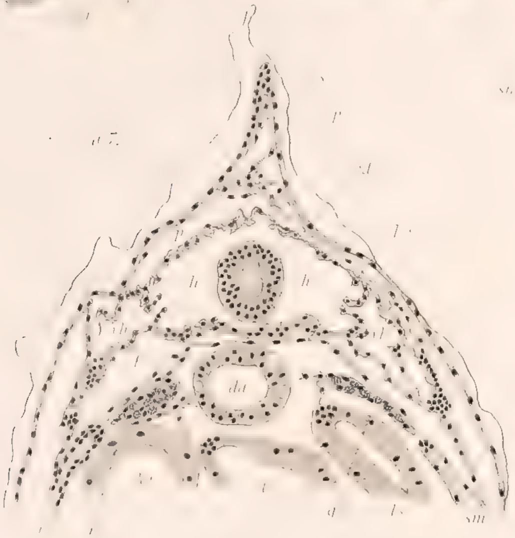


163.

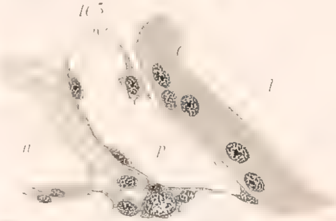




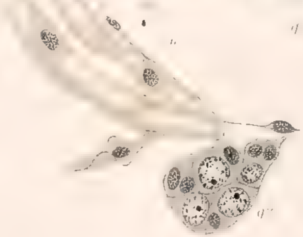


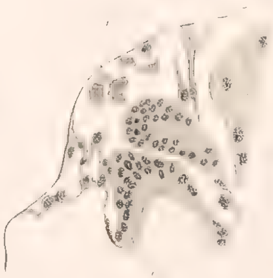


165

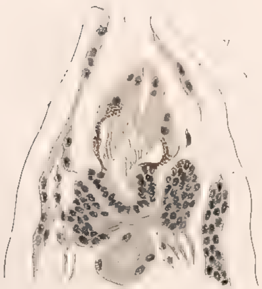


166

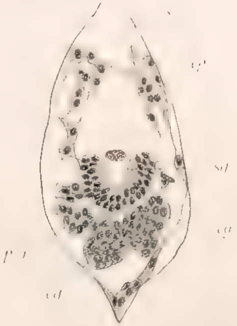




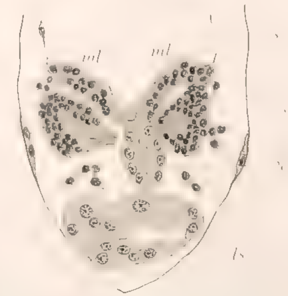
168



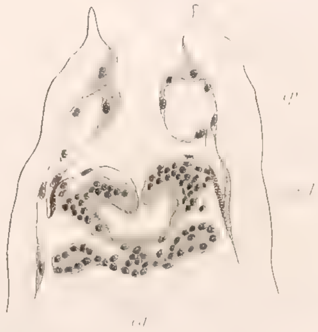
169



170



171



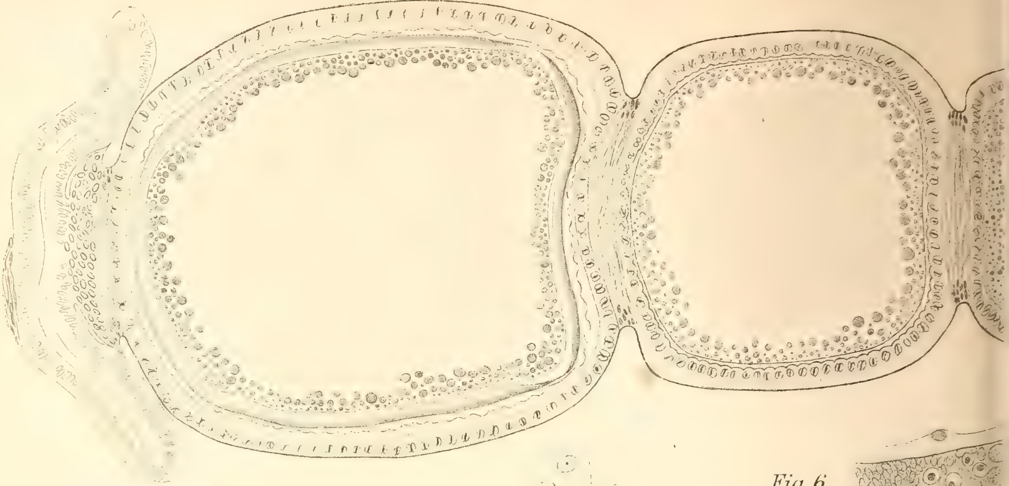


Fig. 6.

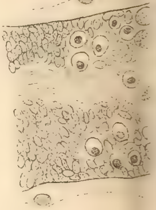


Fig. 4.

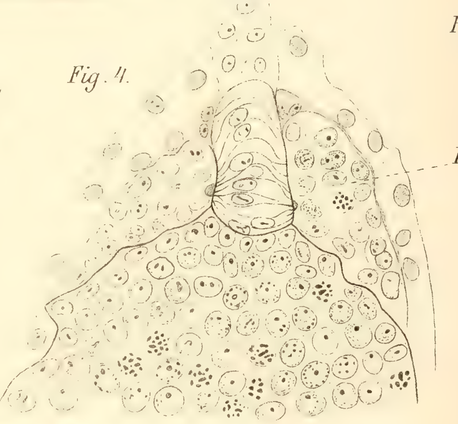


Fig. 2.

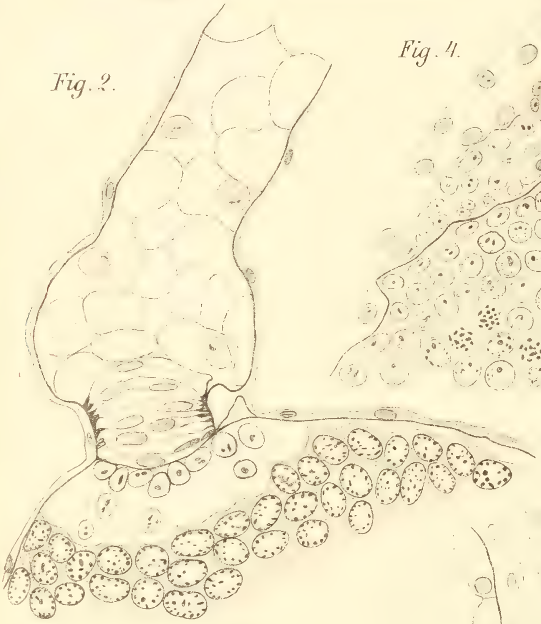


Fig. 7.

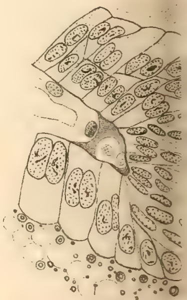


Fig. 8.

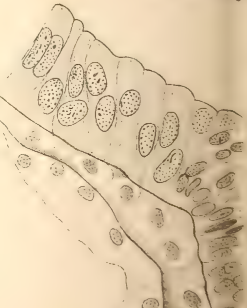


Fig. 5.

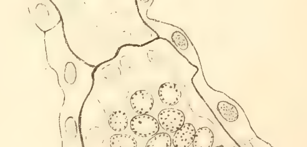
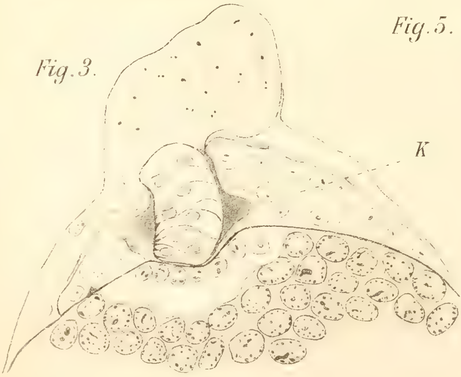


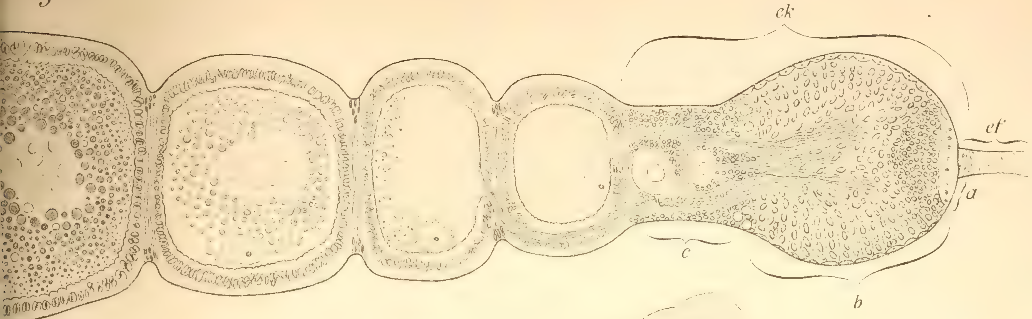
Fig. 3.

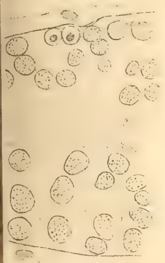


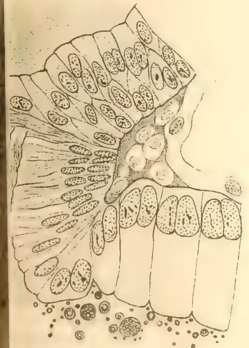
J Gross g z.

Wilhelm

Fig. 1.







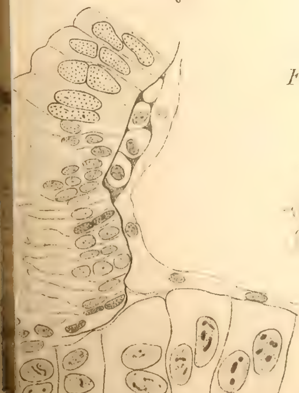


Fig. 9.

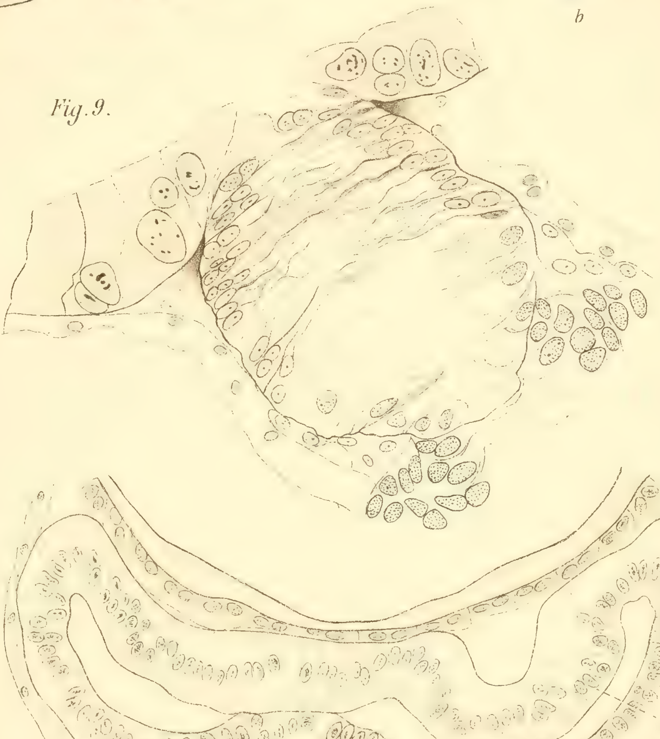
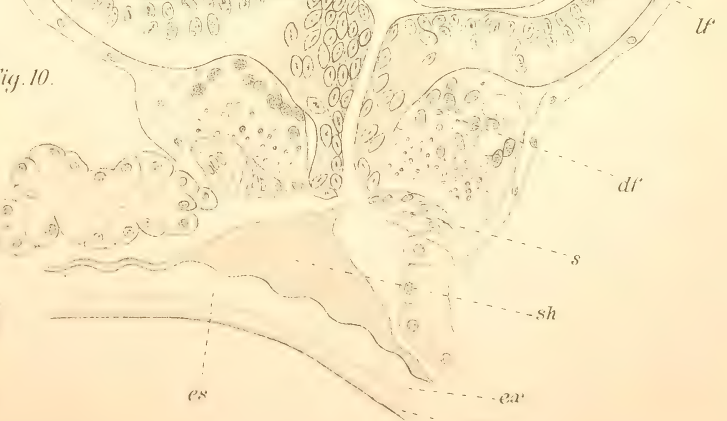


Fig. 10.


lf
df
s
sh
ex
en
es

mann i. Leipzig.

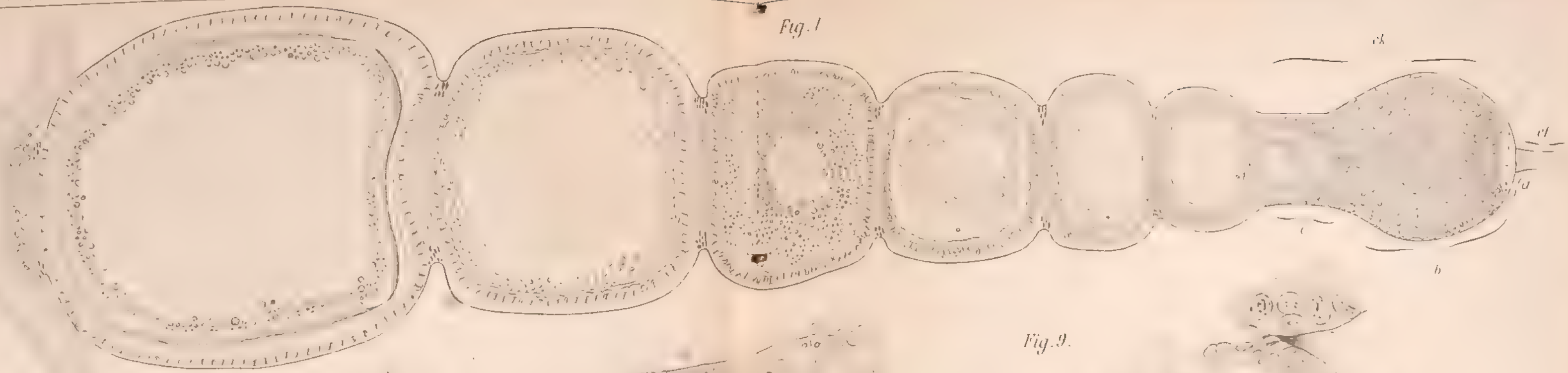


Fig. 1

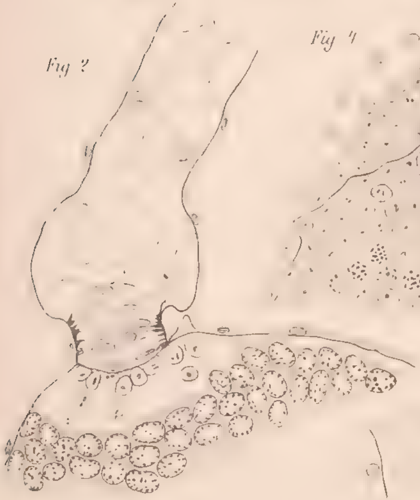


Fig 2

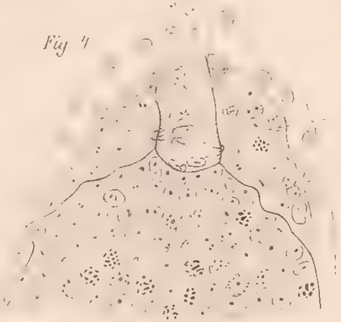


Fig 4

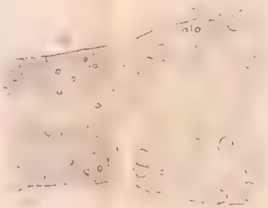


Fig 6

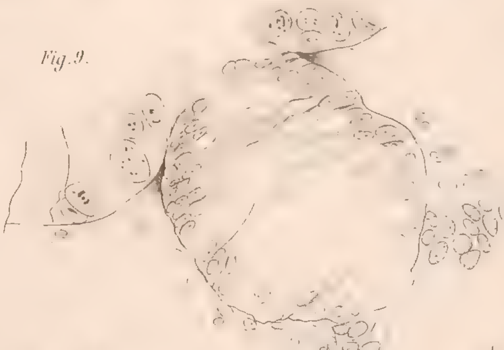


Fig. 9.

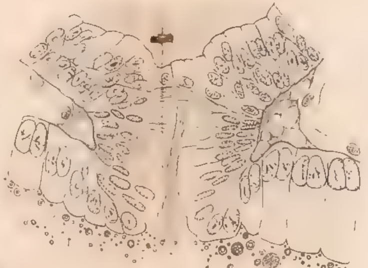


Fig 7

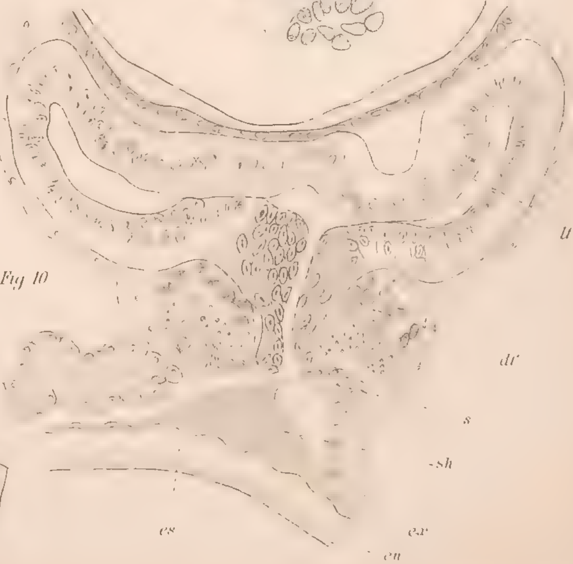


Fig 10

lr
dr
s
sh
es
ex
en

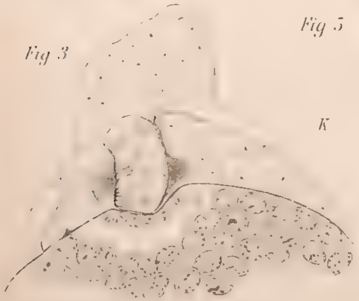


Fig 3

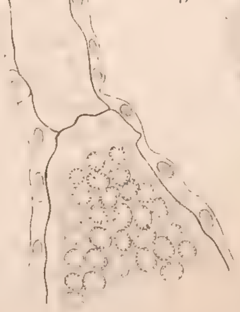


Fig 5

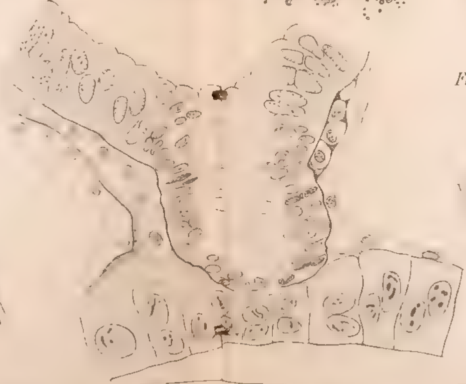


Fig. 8.

Fig. 11.

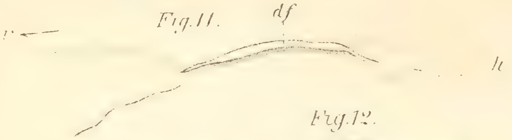


Fig. 12.

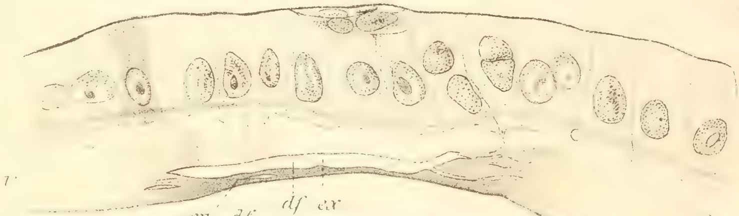


Fig. 13.

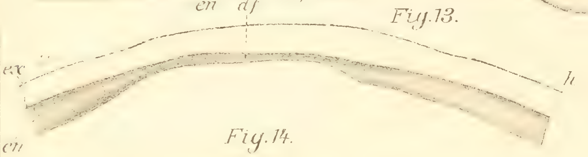


Fig. 14.

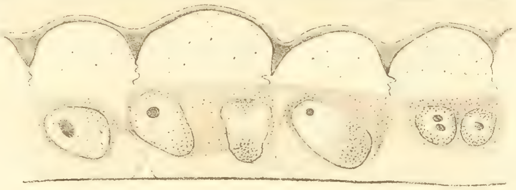


Fig. 15.

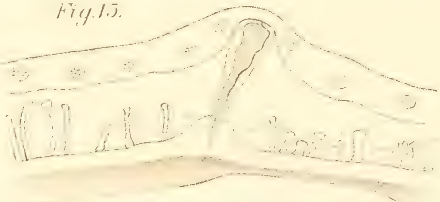


Fig. 16.

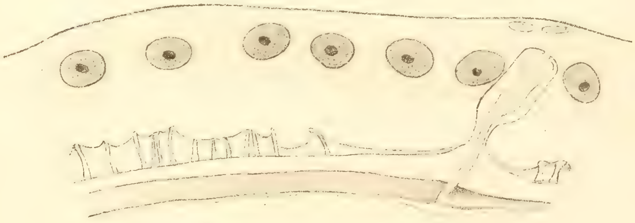


Fig. 17.

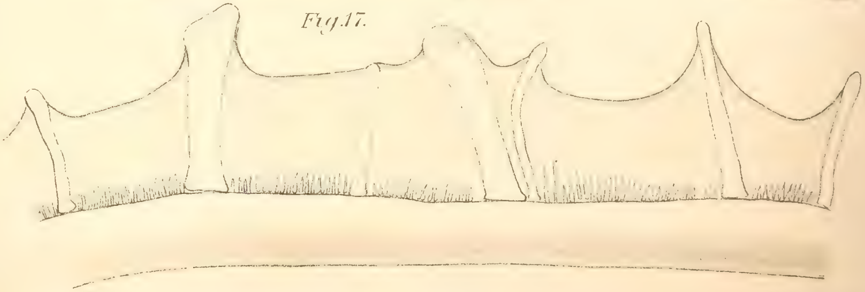
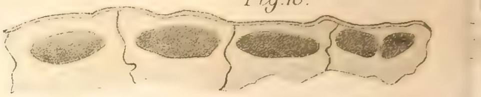


Fig. 18.



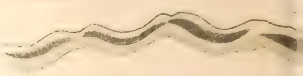


Fig. 21.

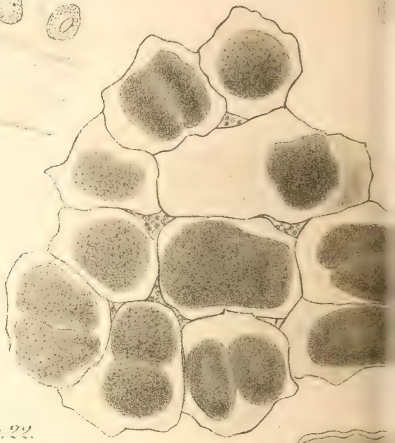


Fig. 22.

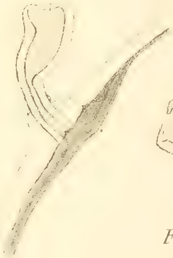


Fig. 23.

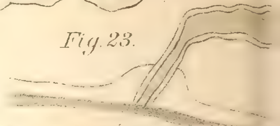


Fig. 24.

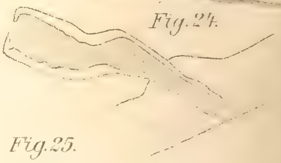
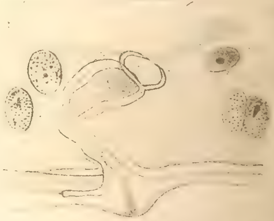
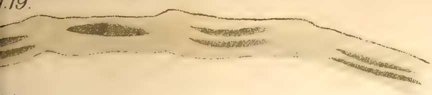


Fig. 25.



.19.



20.

Fig. 26.

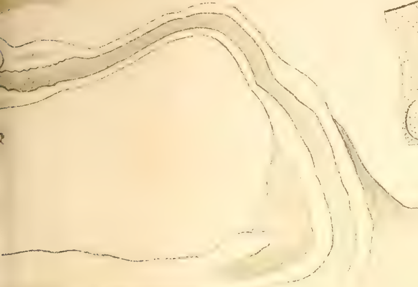


Fig. 31.

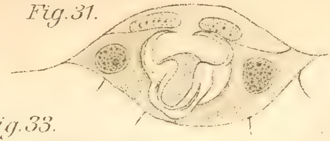


Fig. 32.

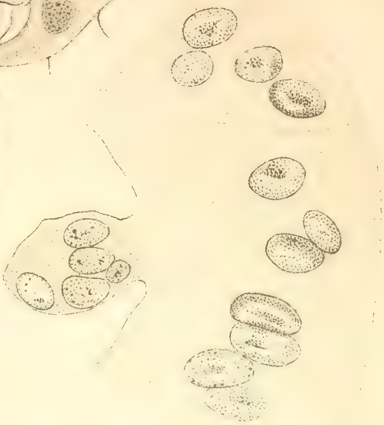


Fig. 33.

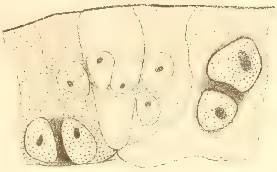


Fig. 27.

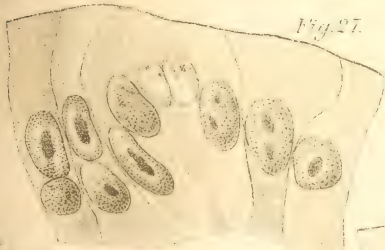


Fig. 34.

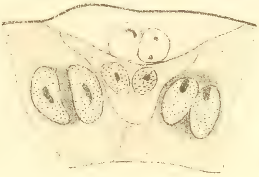
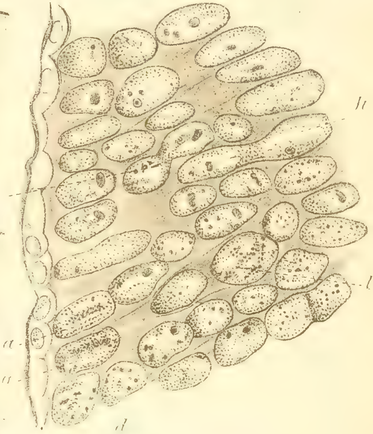


Fig. 36.



ig. 28.

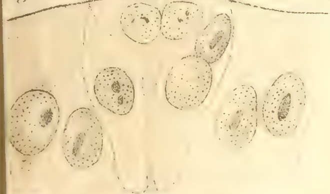


Fig. 35.

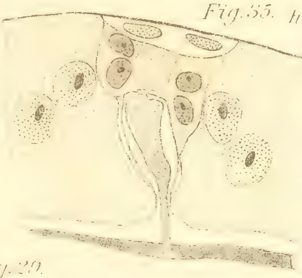


Fig. 29.

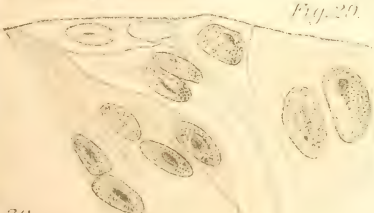
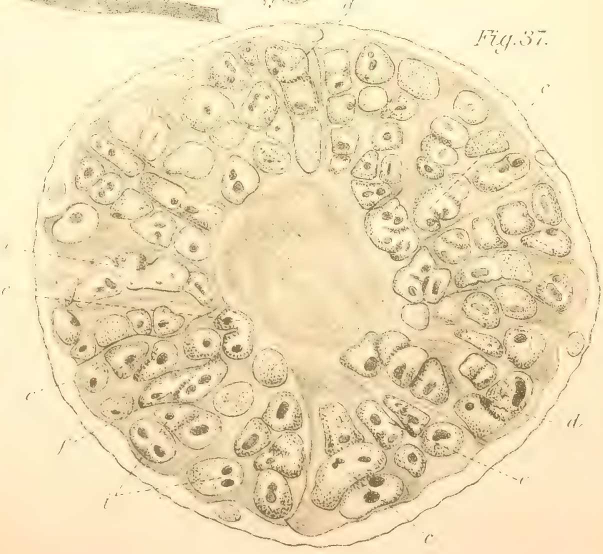
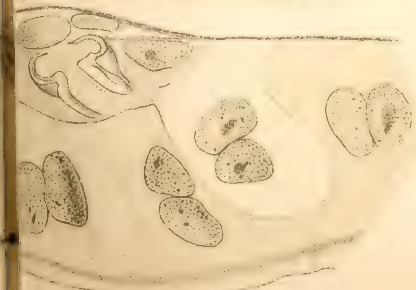


Fig. 37.



ig 30



mann in Leipzig.

Fig 11.

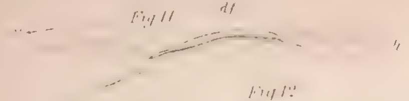


Fig 12.

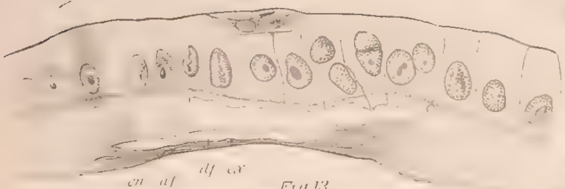


Fig 13.

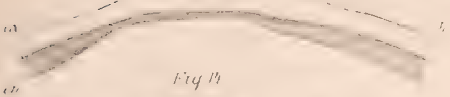


Fig 14.

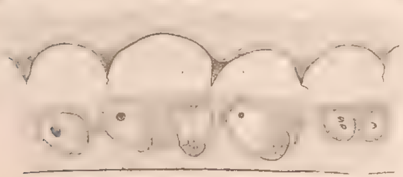


Fig 15.

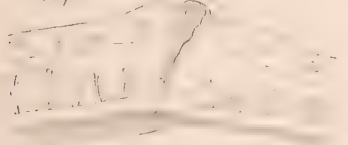


Fig 16.

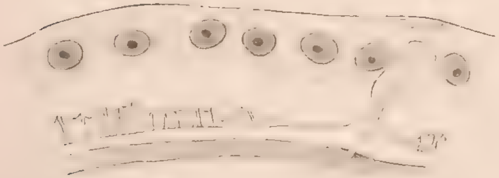


Fig 17.

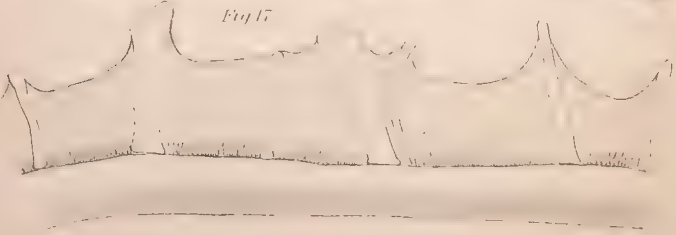


Fig 18.

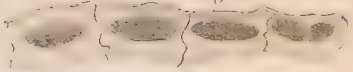


Fig 19.

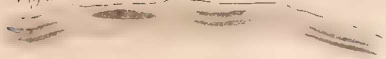


Fig 20.

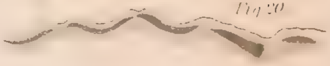


Fig 21.

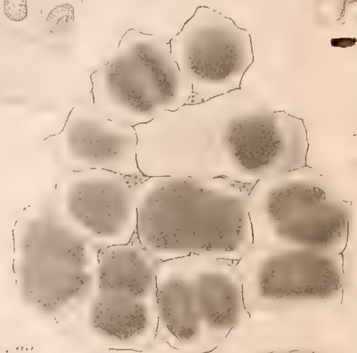


Fig 22.

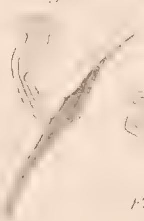


Fig 23.

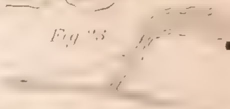


Fig 24.

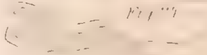


Fig 25.

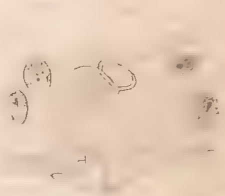


Fig 26.

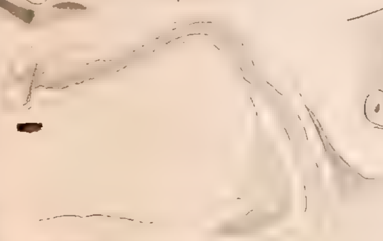


Fig 27.

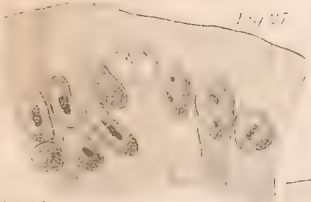


Fig 28.

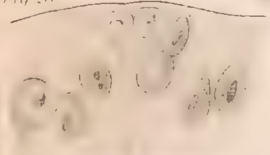


Fig 29.

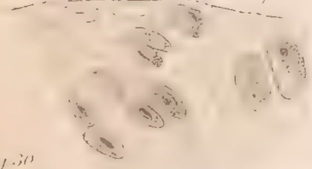


Fig 30.

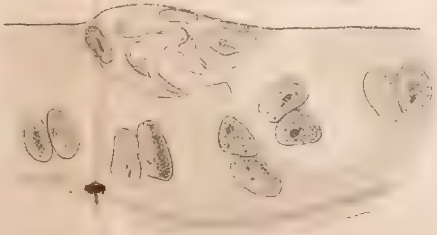


Fig 31.

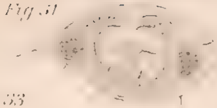


Fig 32.

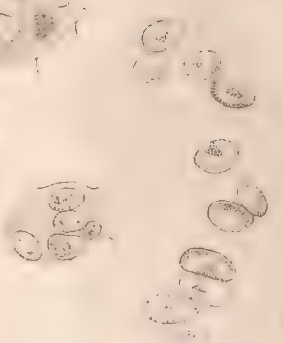


Fig 33.

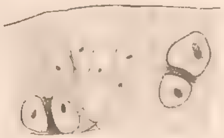


Fig 34.

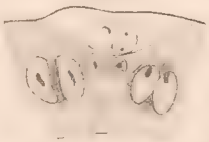


Fig 35.

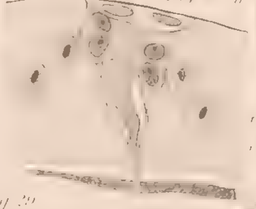


Fig 36.

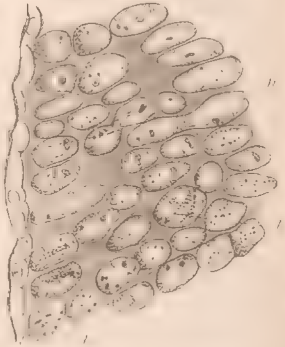
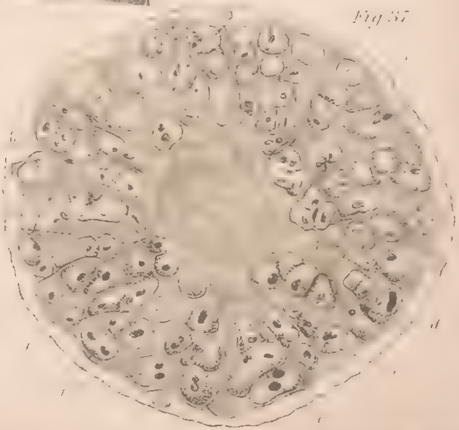


Fig 37.



Wilhelm Engelmann

Fig. 38.

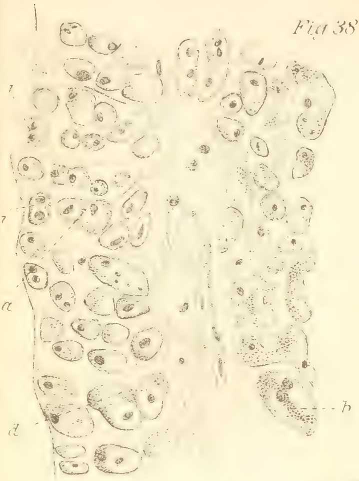


Fig. 53.

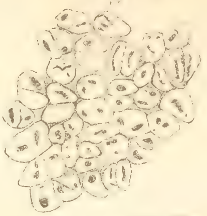


Fig. 54.

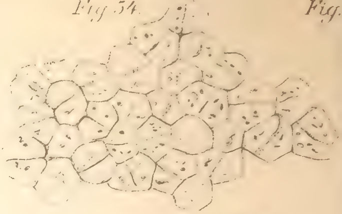


Fig. 6

Fig. 55.

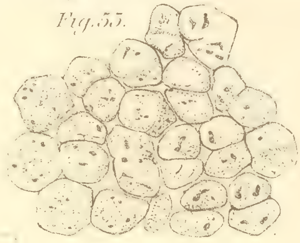


Fig. 56.

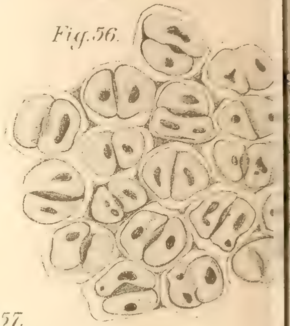


Fig. 39.

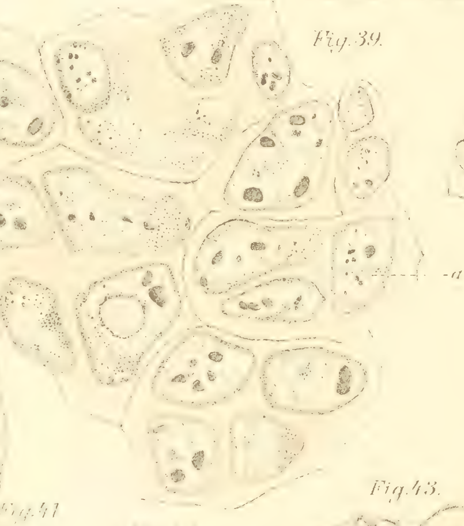


Fig. 57.

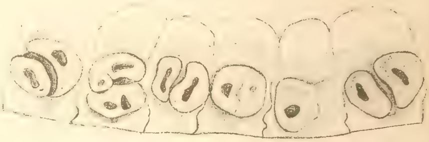


Fig. 40.

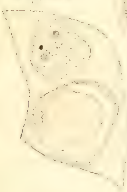


Fig. 58.

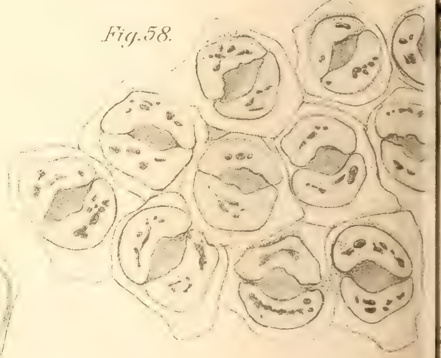


Fig. 41.

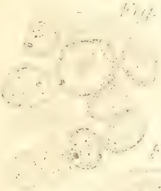


Fig. 42.

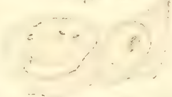


Fig. 43.

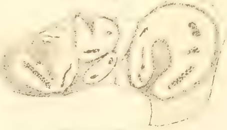


Fig. 44.

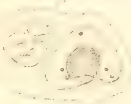


Fig. 45.

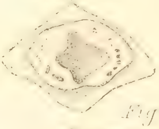


Fig. 46.

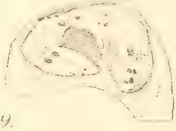
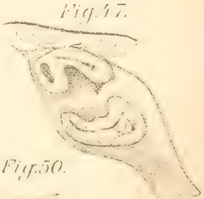


Fig. 47.



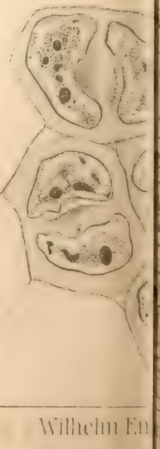


Fig. 48.

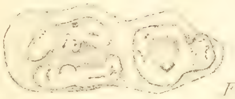


Fig. 49.

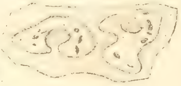


Fig. 50.

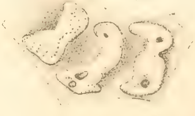


Fig. 51.

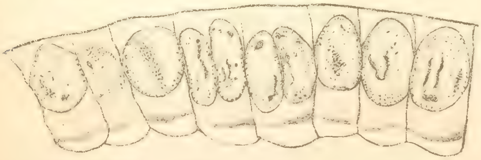
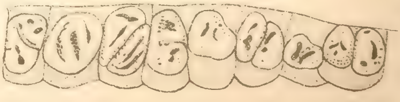


Fig. 52.



J. Gross gez.

Wilhelm En

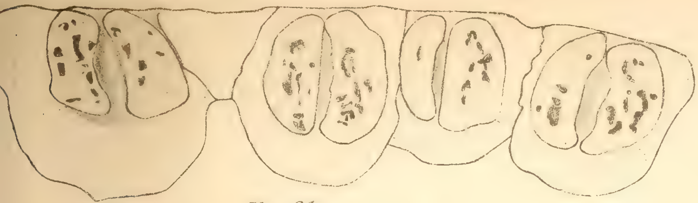


Fig. 69.

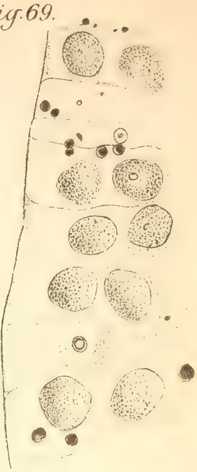


Fig. 61.

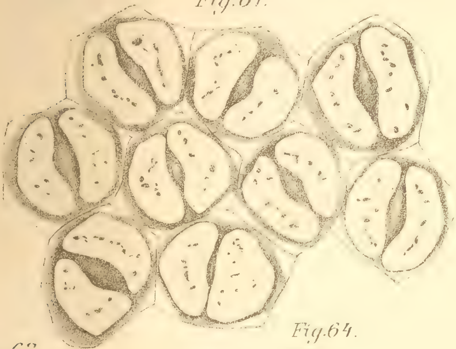


Fig. 62.

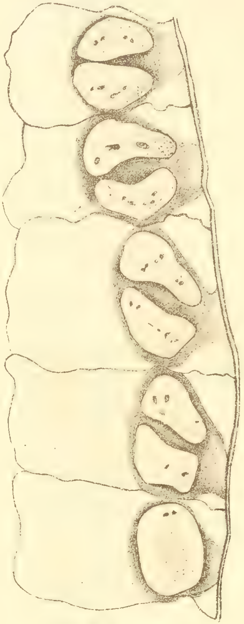


Fig. 63.

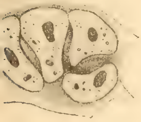


Fig. 64.

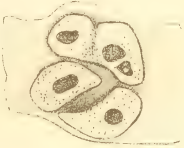


Fig. 70.

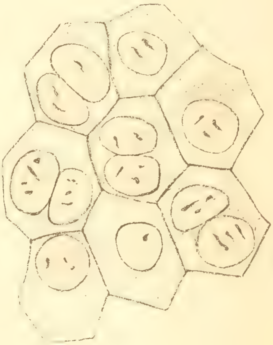


Fig. 65.

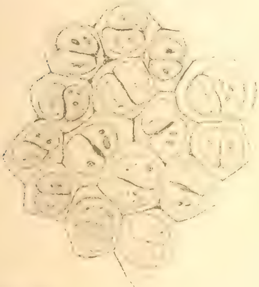


Fig. 66.

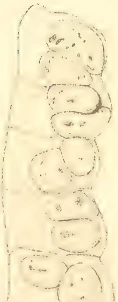


Fig. 67.

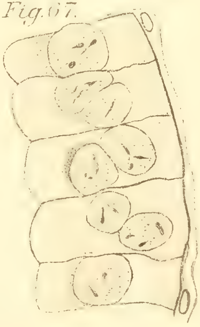


Fig. 71.

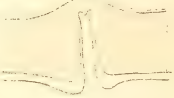


Fig. 72.

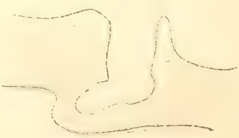


Fig. 59.

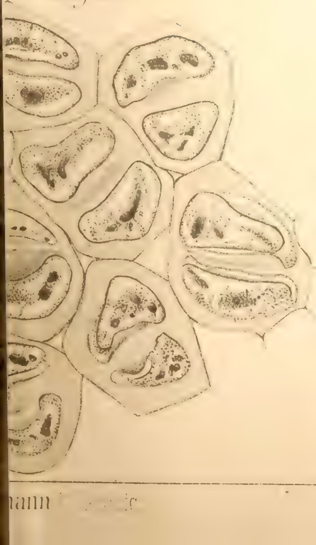


Fig. 68.

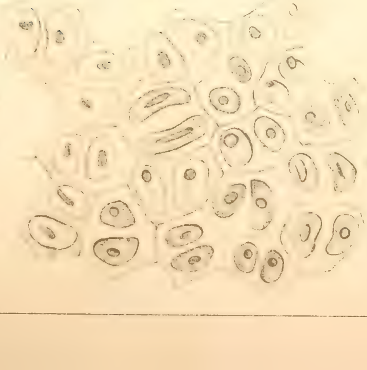
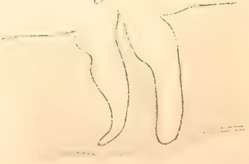


Fig. 73.



mann

Fig 38

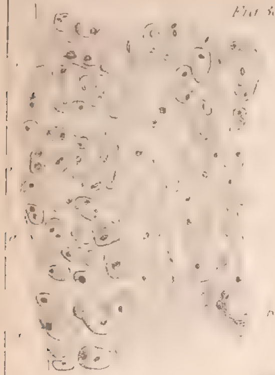


Fig 53

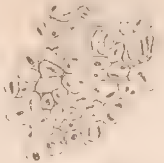


Fig 54

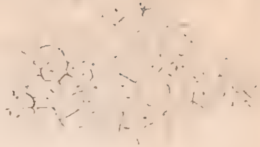


Fig 60

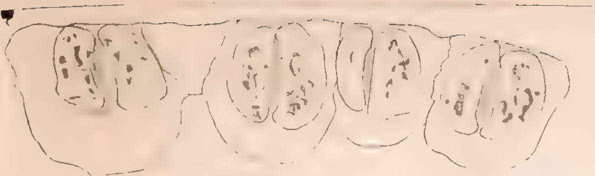


Fig 69

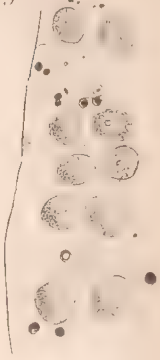


Fig 55

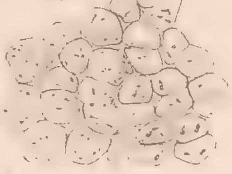


Fig 56

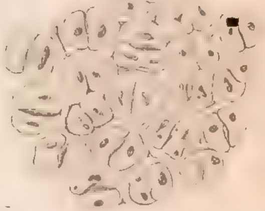


Fig 61

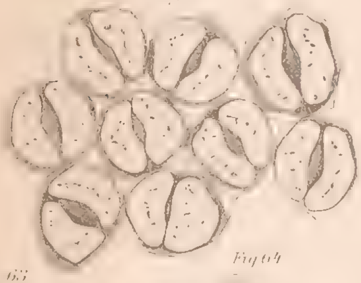


Fig 62

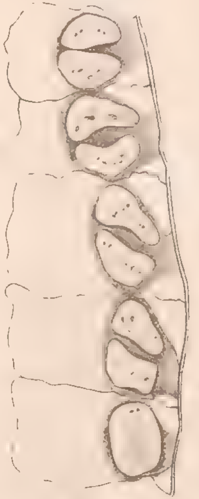


Fig 39

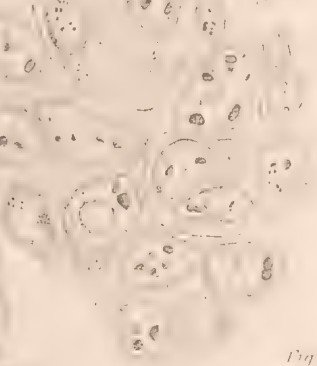


Fig 40

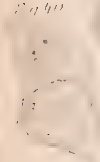


Fig 57

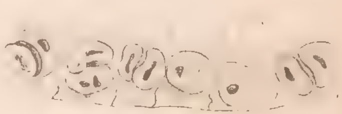


Fig 63

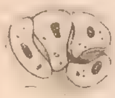


Fig 64

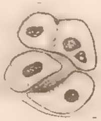


Fig 70

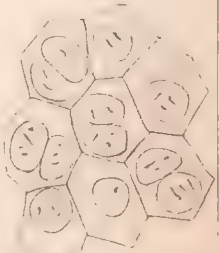


Fig 65

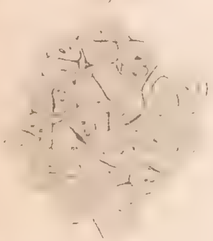


Fig 58

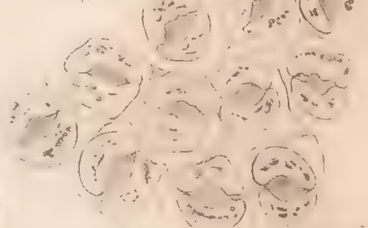


Fig 66

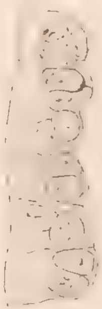


Fig 67

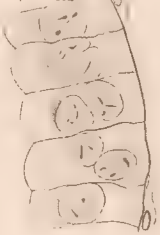


Fig 71

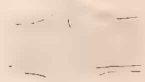


Fig 41

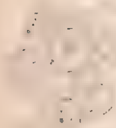


Fig 42

Fig 43

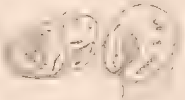


Fig 59

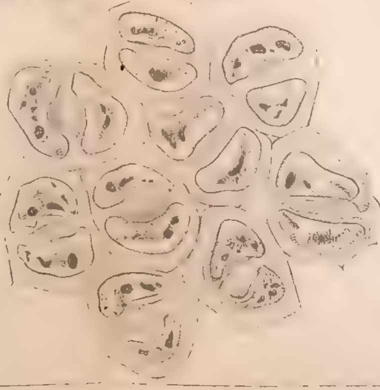


Fig 72

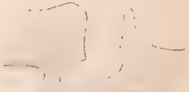


Fig 44

Fig 45

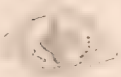


Fig 46

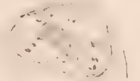
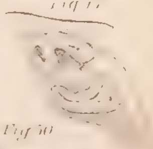


Fig 47



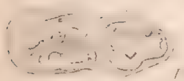


Fig 49

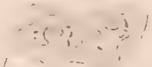


Fig 50

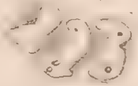


Fig 68

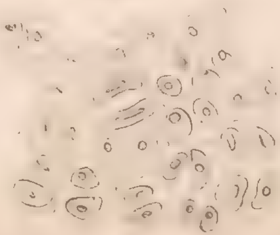


Fig 73

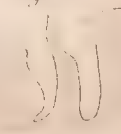


Fig 51

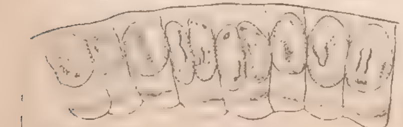


Fig 52

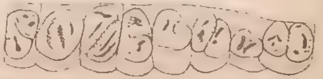


Fig. 1.

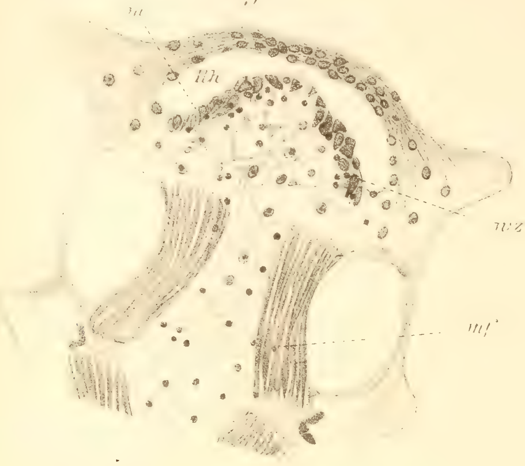


Fig. 2.

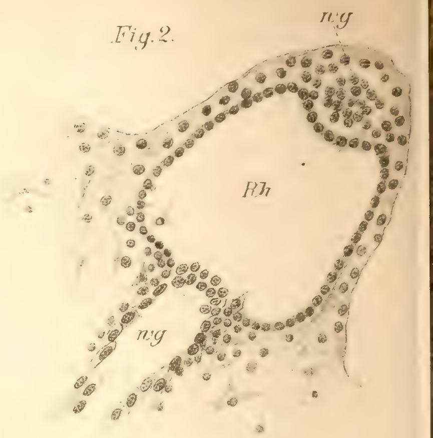


Fig. 4.

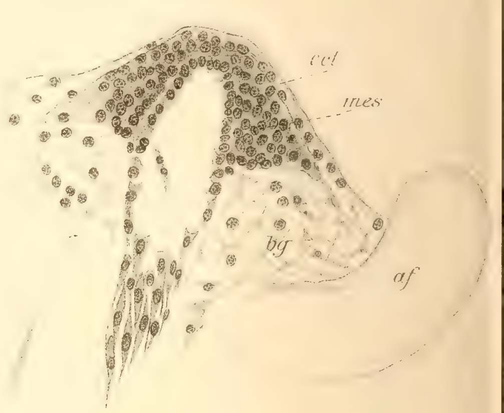

cel
mes
bg
af

Fig. 3.

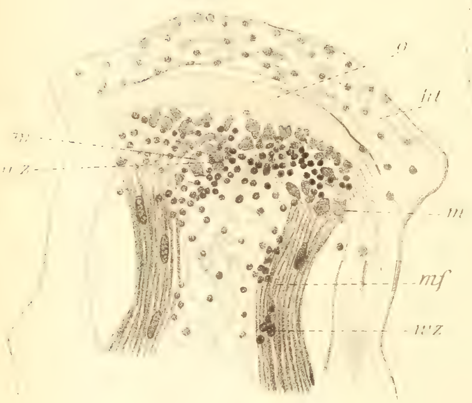

g
ht
w
wz
m
mf
wz

Fig. 6.

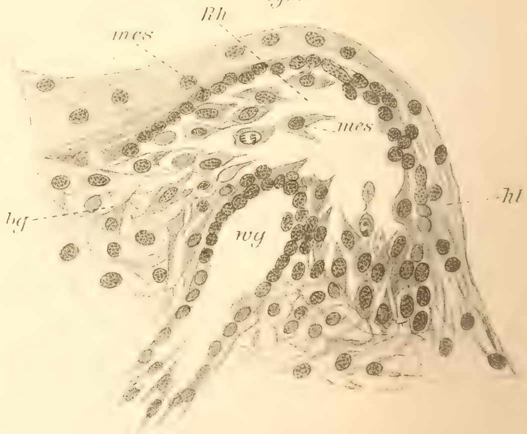
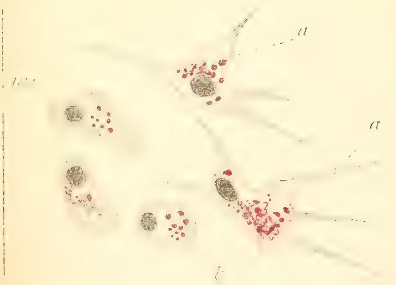

Rh
mes
mes
bg
ht
wg

Fig. 5.



Wilhelm

Fig. 7.

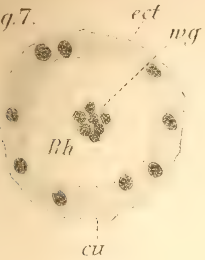


Fig. 8.

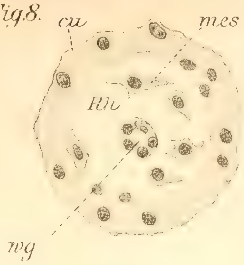


Fig. 9.

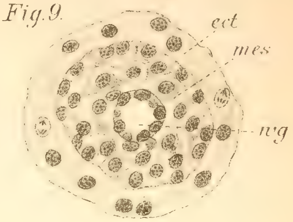


Fig. 10.

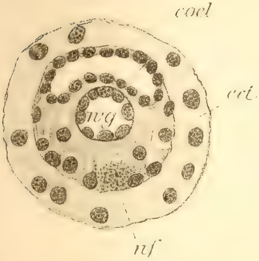

coel
ect
wg
nf

Fig. 11.

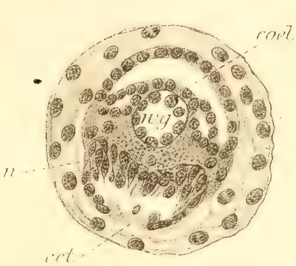

coel
wg
n
ect

Fig. 12.

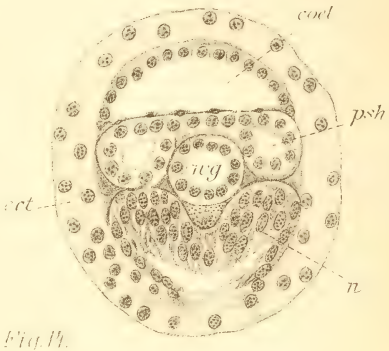

coel
psh
wg
ect
n

Fig. 13.

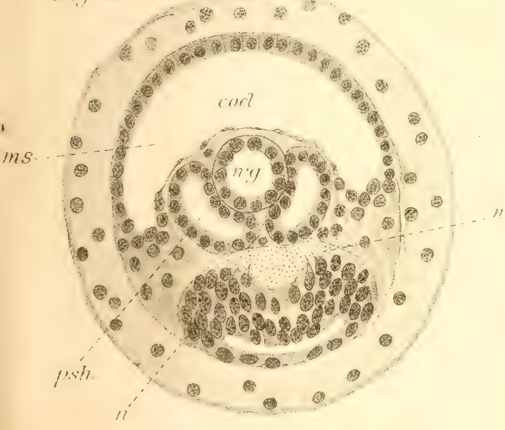

coel
ms
wg
nf
psh
n

Fig. 14.

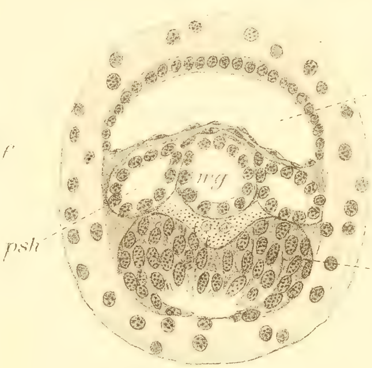

coel
wg
psh
n

Fig. 17.

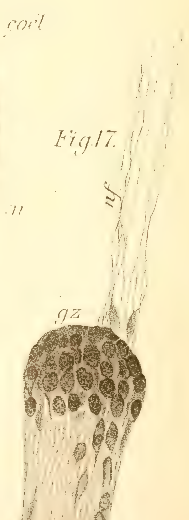


Fig. 15.

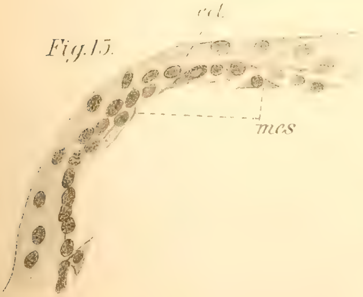


Fig. 16.

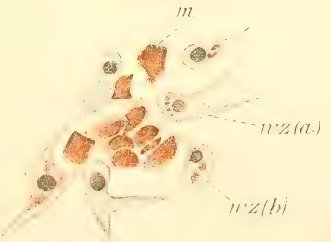


Fig 1.

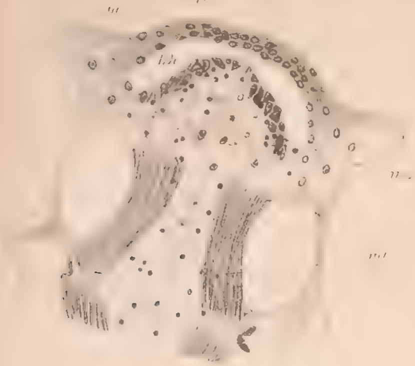


Fig 2.

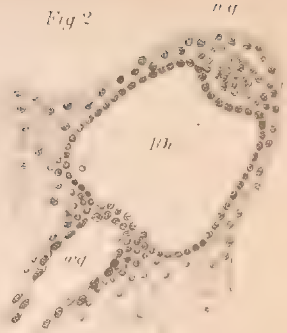


Fig 3.

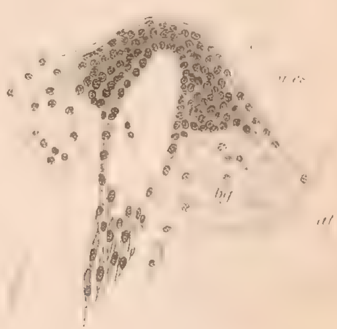


Fig 4.

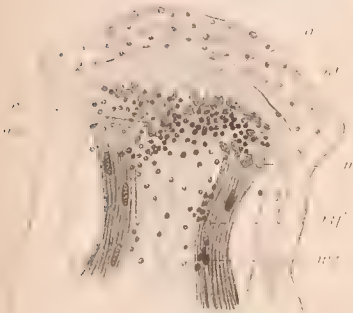


Fig 5.

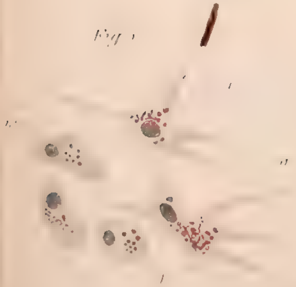


Fig 6.

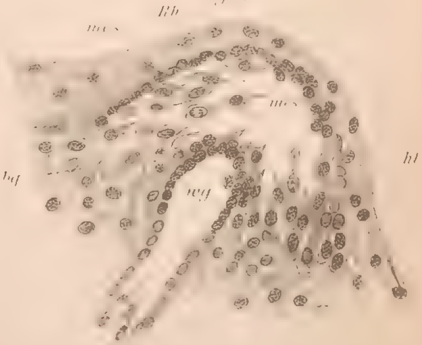

mes
Eh
mes
bg
wg
bl

Fig 7.

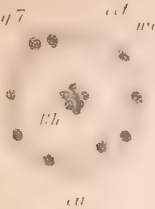


Fig 8.

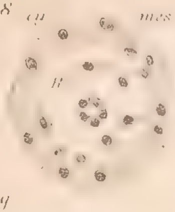


Fig 9.

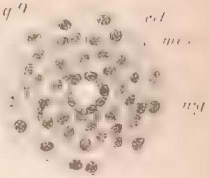


Fig 10.

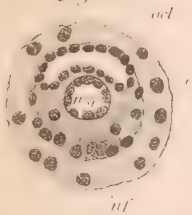

ect
ect
wg
n
nf

Fig 11.

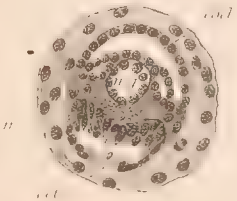


Fig 12.

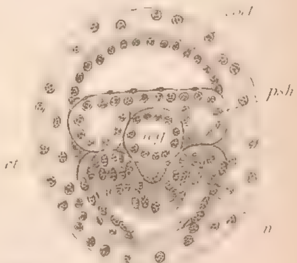
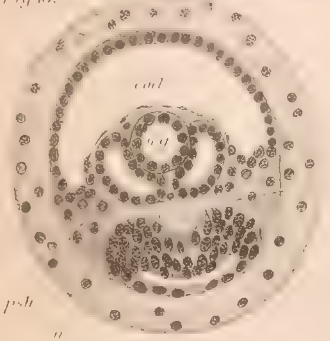

ect
psh
wg
ct
n

Fig 13.


cod
wg
ms
ut
psh
n

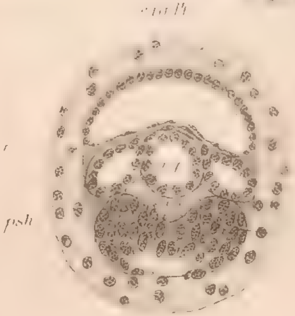


Fig 15.

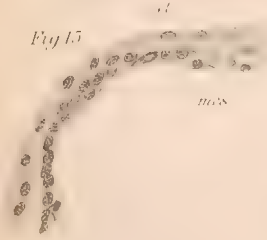


Fig 16.

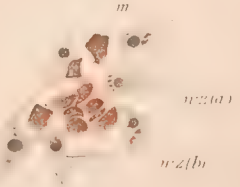


Fig 17.

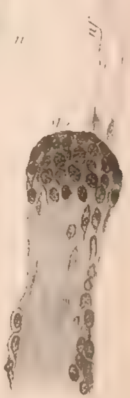


Fig. 31.

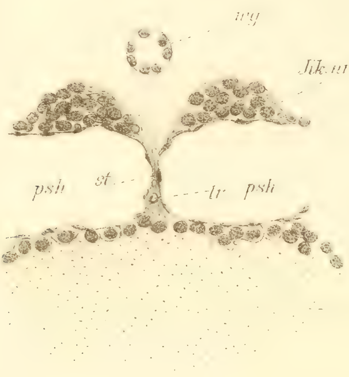

wg
Jlk.nr.
psh
st
tr
psh
nf

Fig. 18.

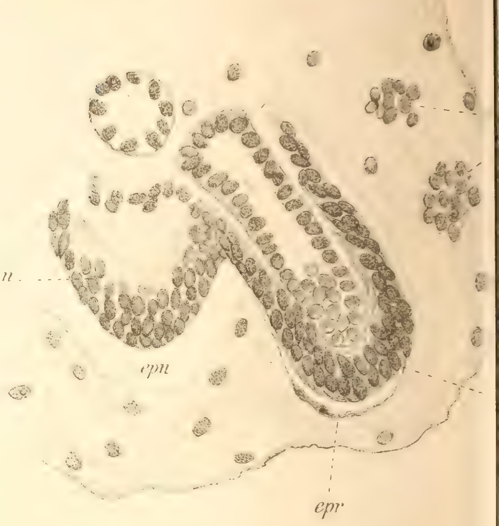


Fig. 30.

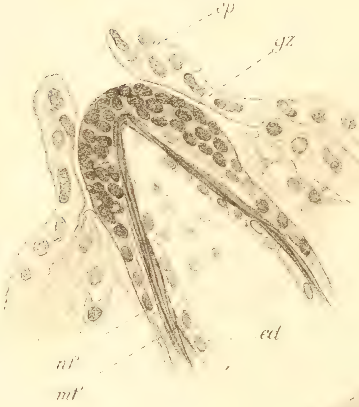

ep
gz
bg
ed
nf'
mf'

Fig. 19.

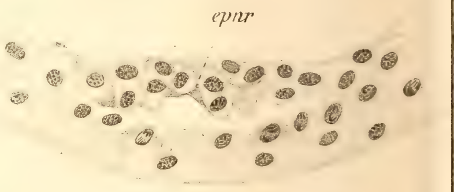


Fig. 32.

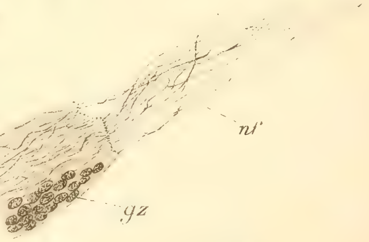


Fig. 24.

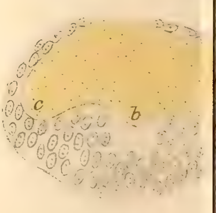


Fig. 20.

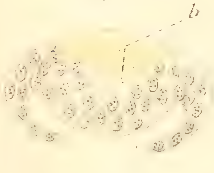


Fig. 21.

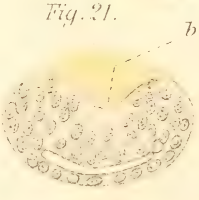


Fig. 22.

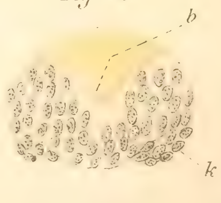


Fig. 23.

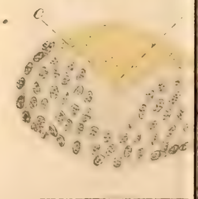


Fig. 29.

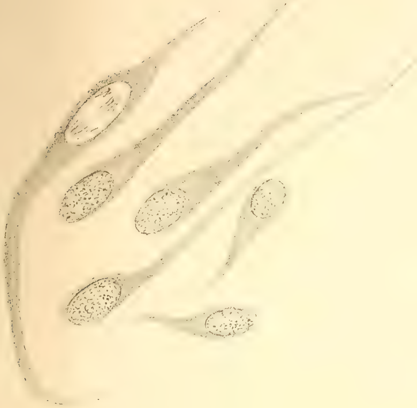


Fig. 26.

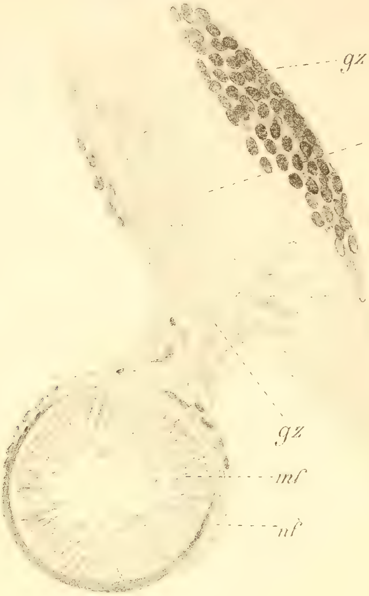

gz
nf
gz
mf
nf

Fig. 25.

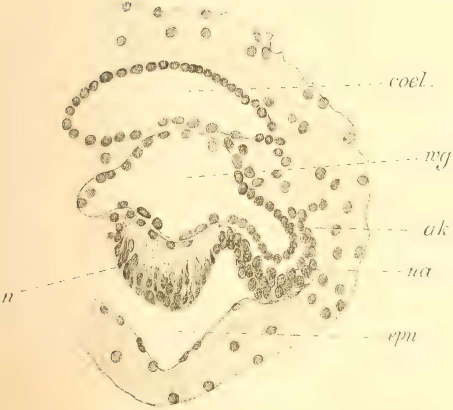

coel.
mg
ak
na
n
epn

Fig. 27.

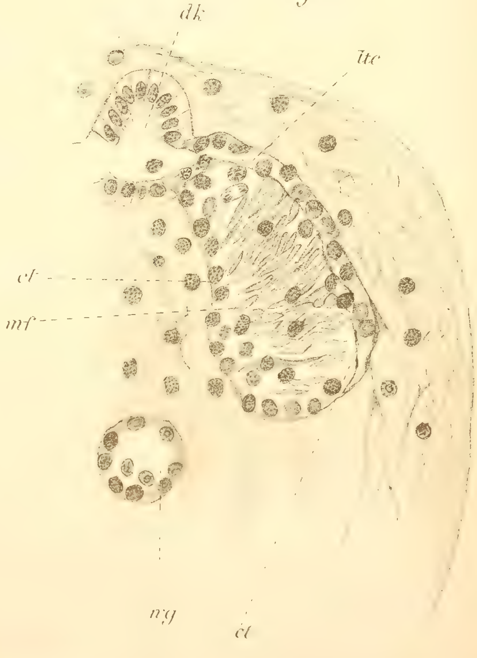
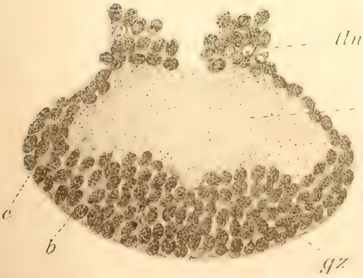

dk
ltc
ct
mf
mg
ct

Fig. 28.



jelmann

Fig. 31.

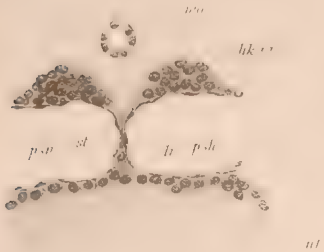

wu
hk
p.v
st
b
p.h
s
nl

Fig. 18.

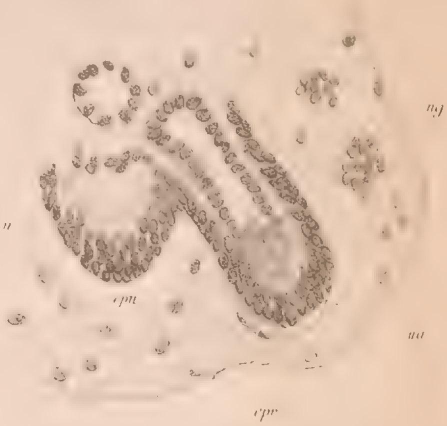

ng
n
epn
na
cpr

Fig. 29.

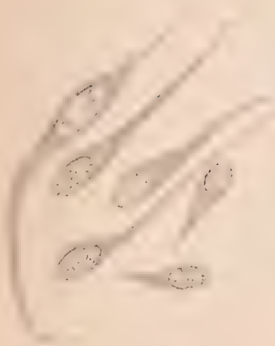


Fig. 26.

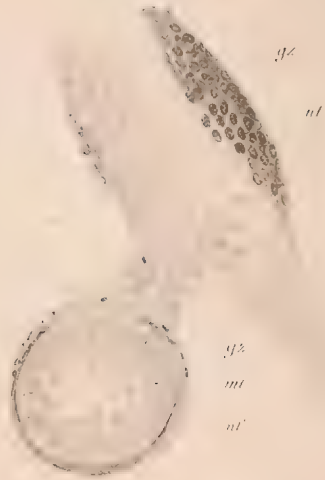

gz
nl
gz
ml
nl'

Fig. 30.

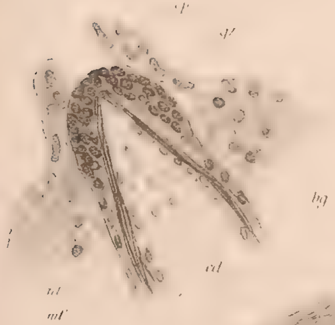

sp
sz
bg
cl
nl
ml'

Fig. 19.

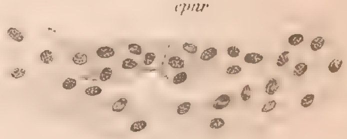


Fig. 25.

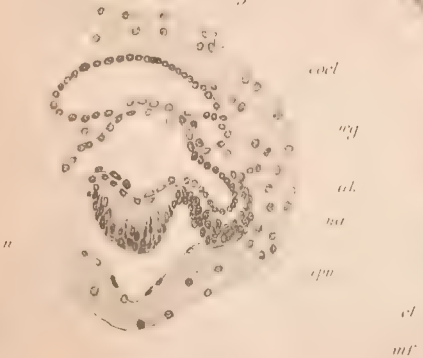

coel
ng
ak
na
n
epn
cl
ml'

Fig. 27.

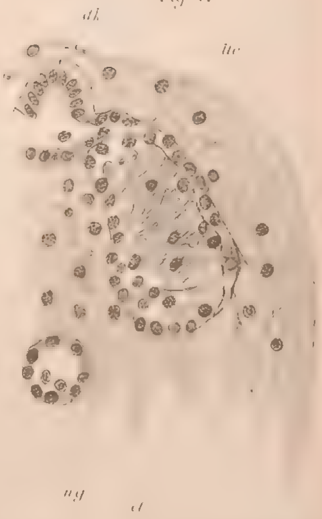


Fig. 32.

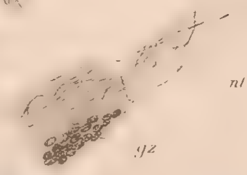


Fig. 24.

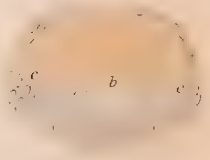


Fig. 28.

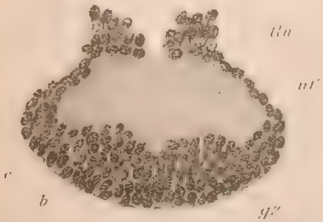


Fig. 20.

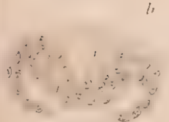


Fig. 21.

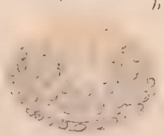


Fig. 22.

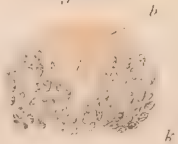
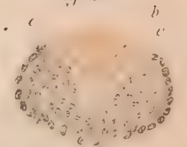
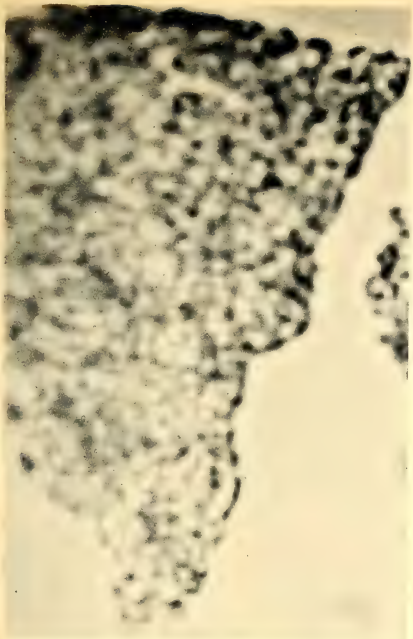


Fig. 23.

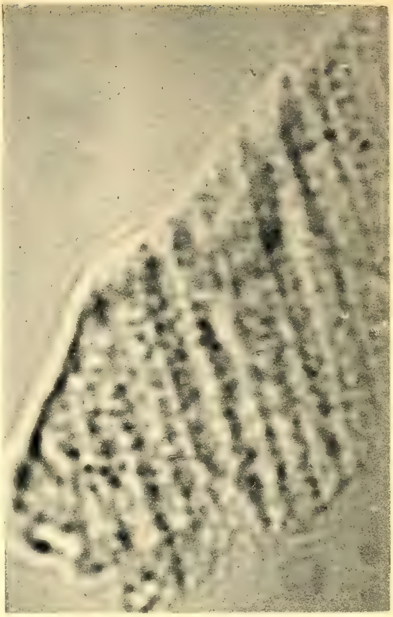


Wilhelm Engelmann

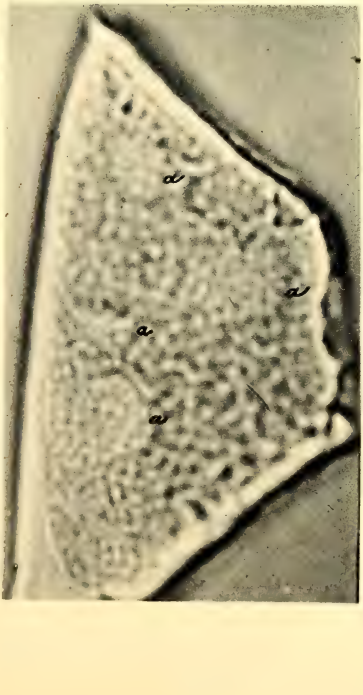
3.



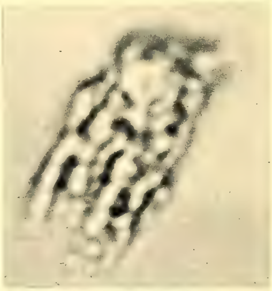
4.



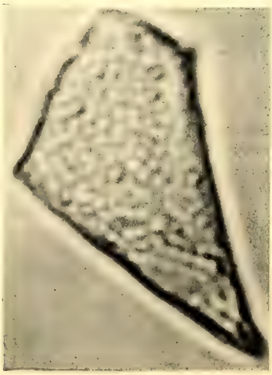
8.



9.



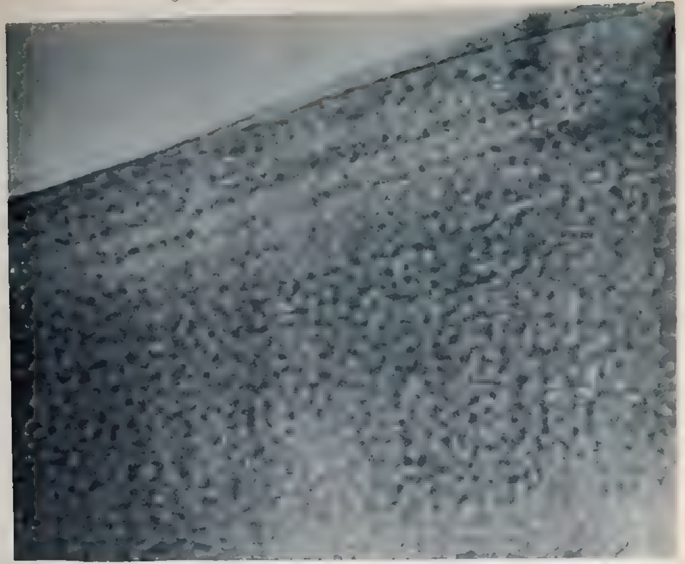
10.



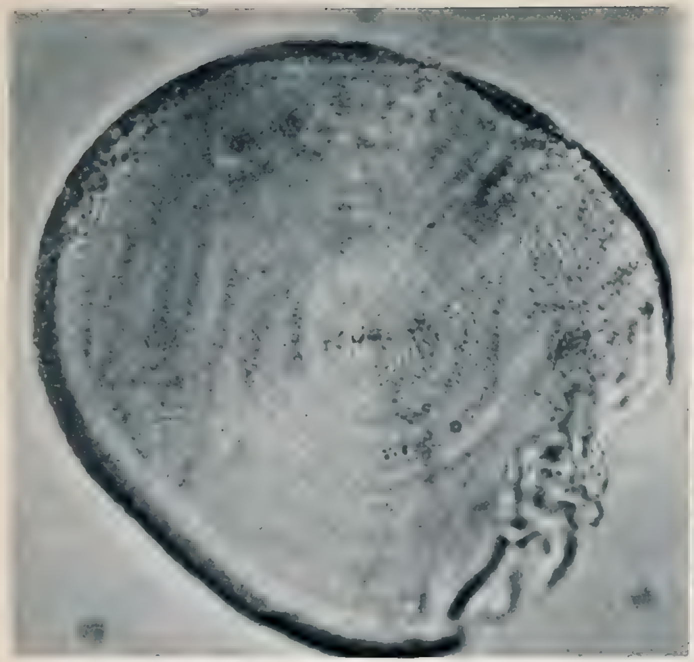
O.Bütsch

Meisenbach Riffarth & Cº Leipzig.

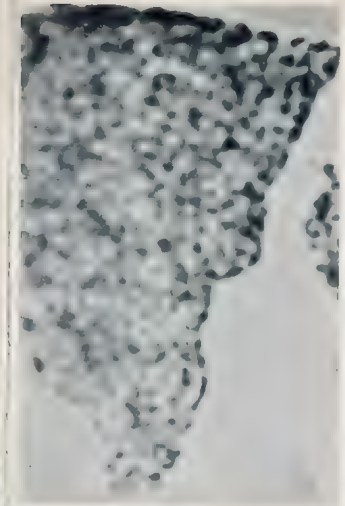
1.



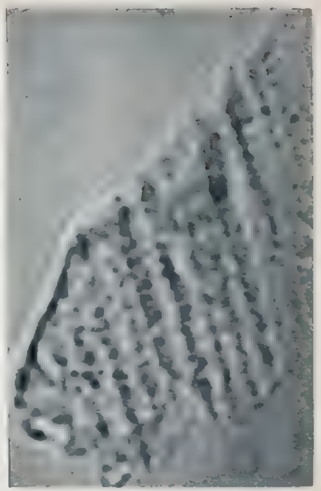
2.



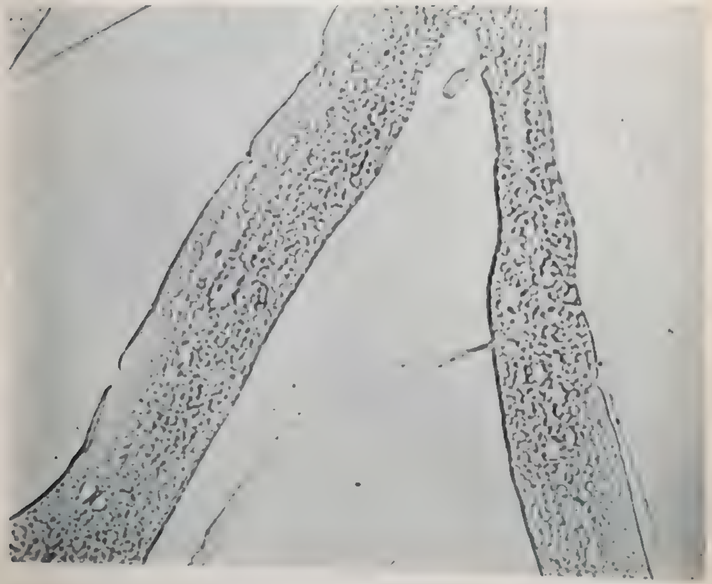
3.



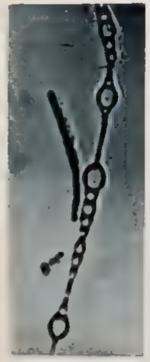
4.



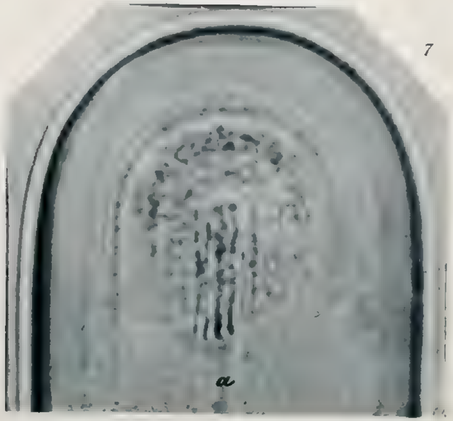
5.



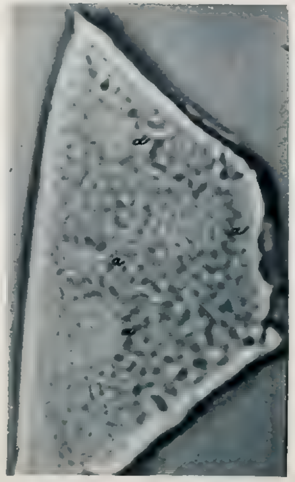
6.



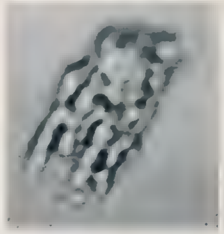
7.



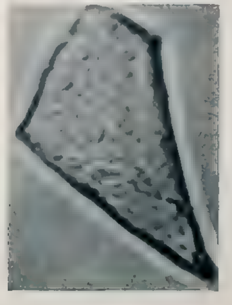
8.



9.



10.

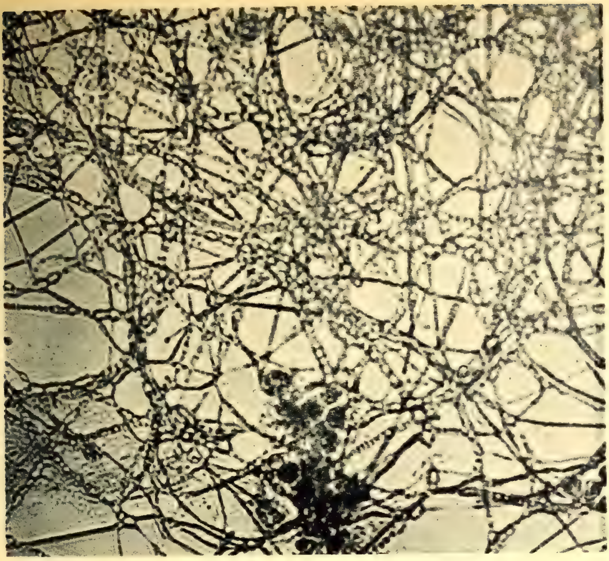


O. Bütschli phot. graph.

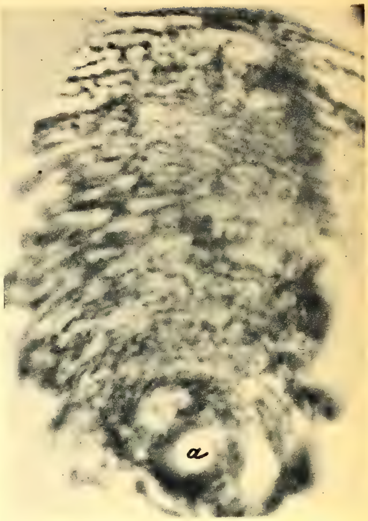
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Meisenbach Riffarth & Co. Leipzig

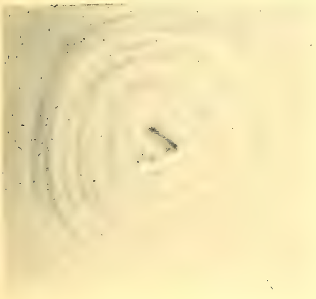
1.



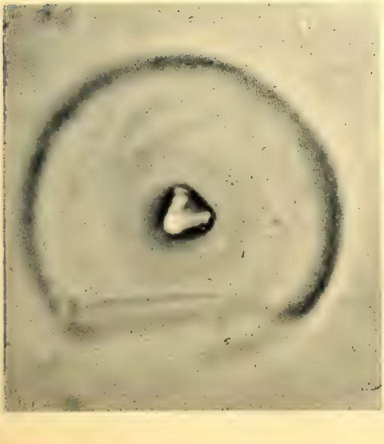
2.



3.

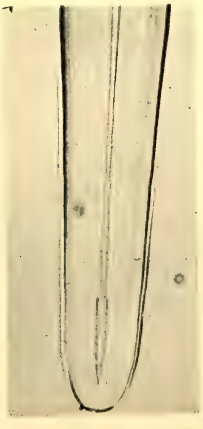


4.

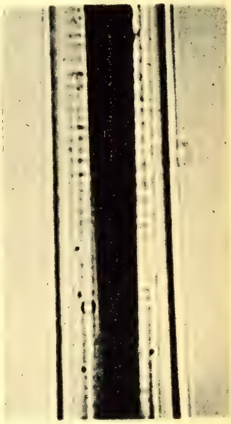


5.

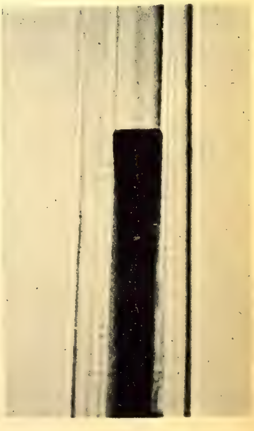
6.



7.



8.



O. Bütschli photograph. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig. Meisenbach Riffarth & Co. Leipzig.

Fig. 1.

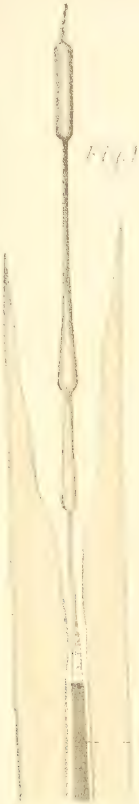


Fig. 2.

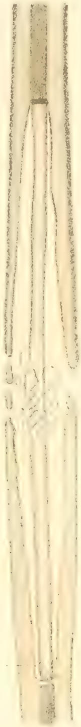


Fig. 3.

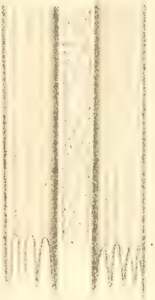


Fig. 5.

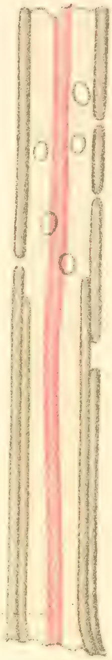
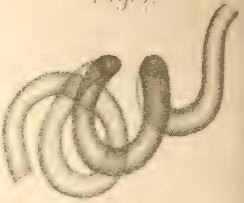


Fig. 6.



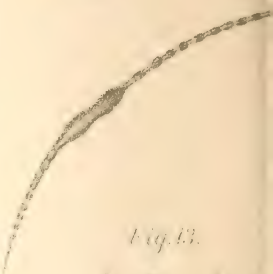


Fig. 4.

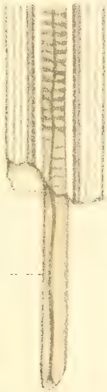


Fig. 13.

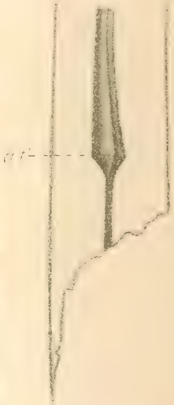


Fig. 15.

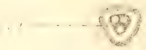


Fig. 16.

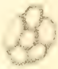


Fig. 17.

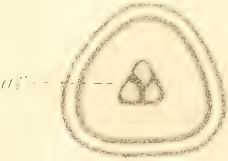


Fig. 18.

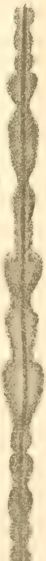


Fig. 21.

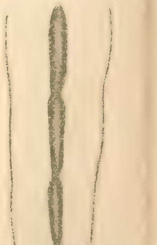


Fig. 19.

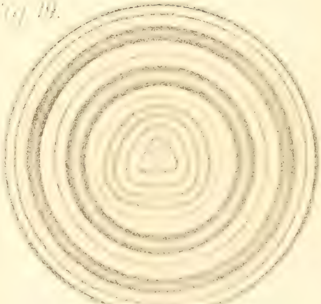
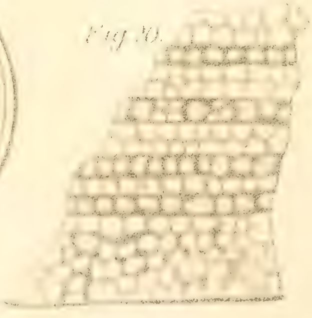


Fig. 20.



Wilhelm E

Taf. XXI.

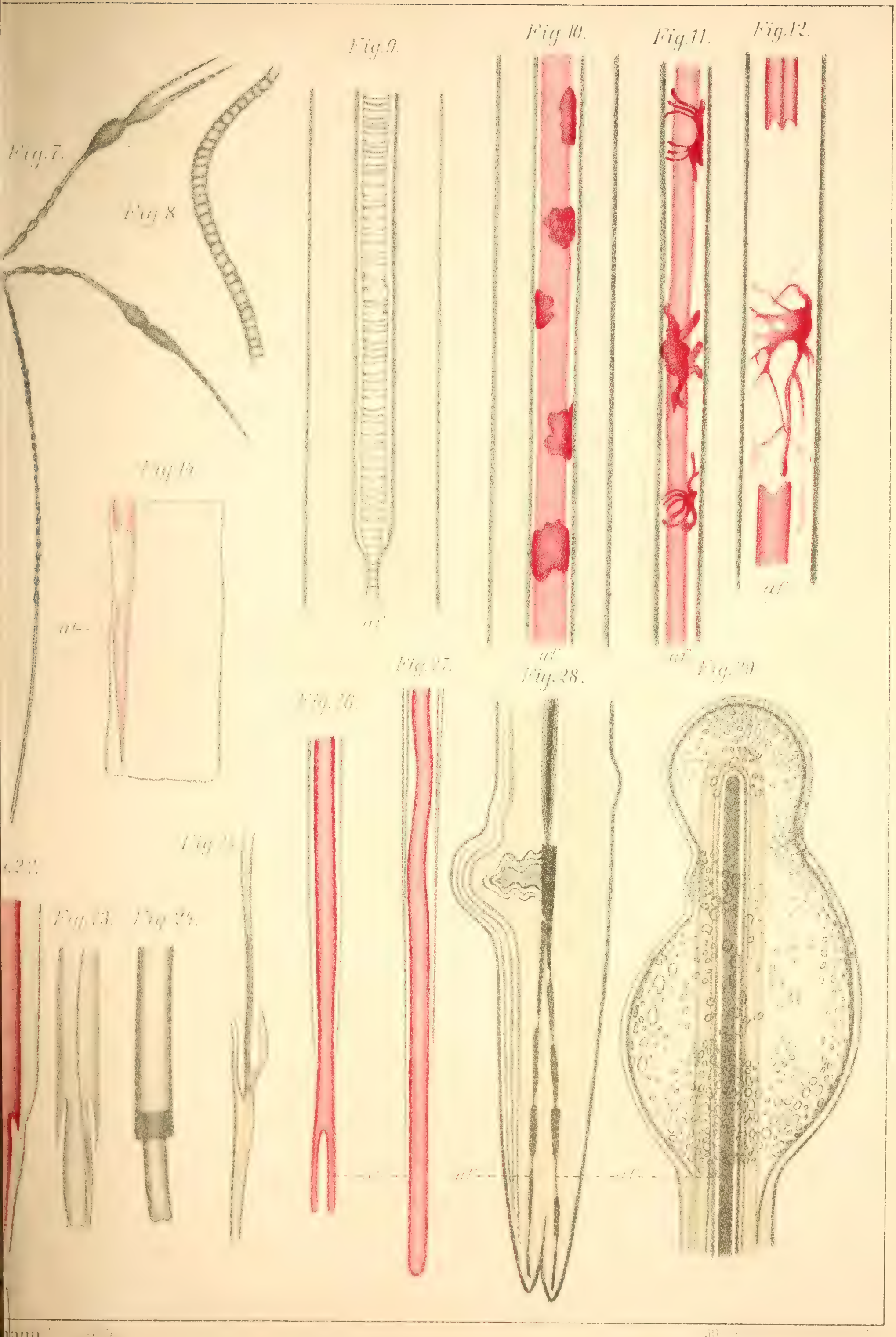


Fig. 7.
Fig. 8
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 14.
at
af
af
af
af
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 27.
Fig. 28.
Fig. 29.
af
af
af

mann

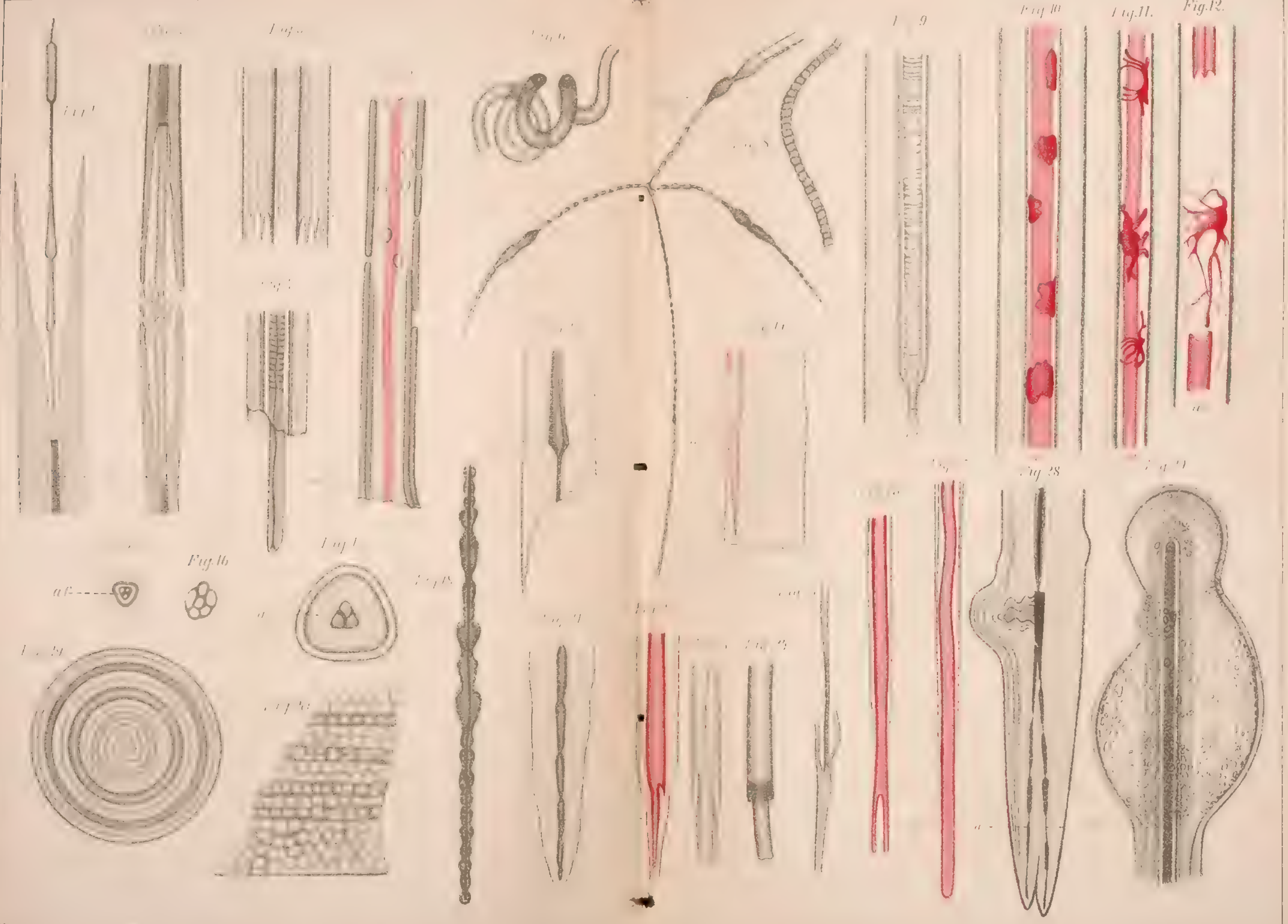
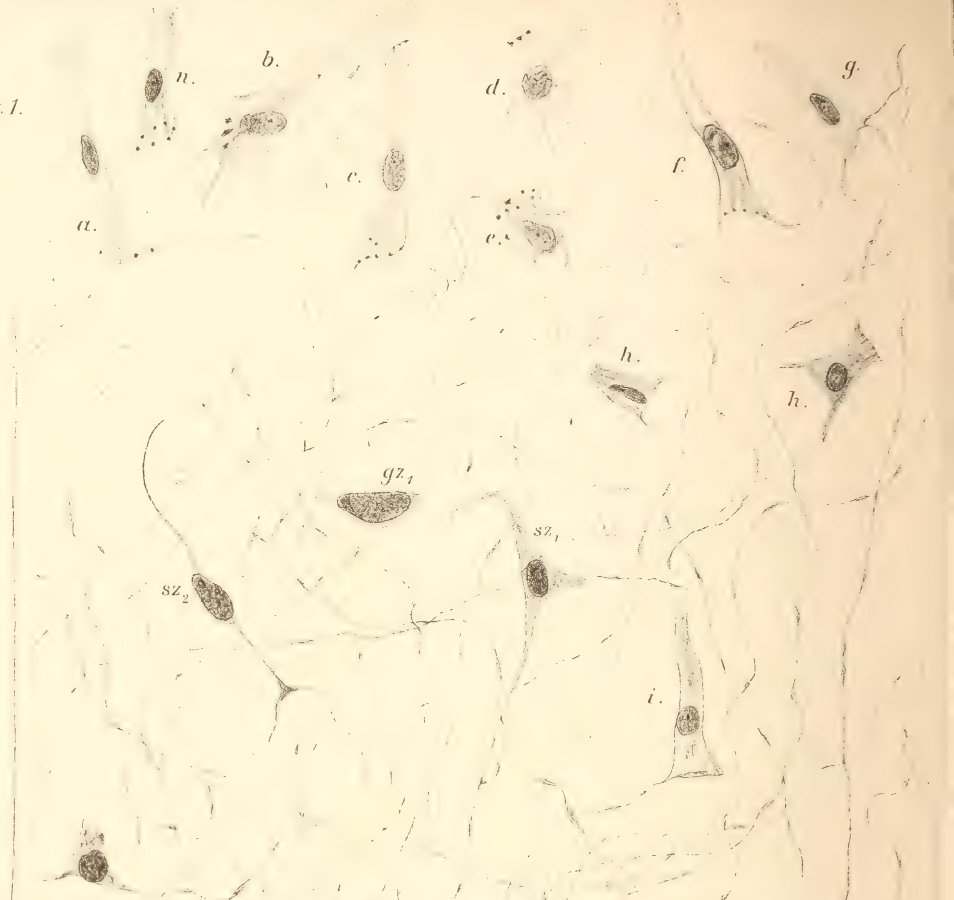


Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
a
Fig. 16
a
Fig. 28
a

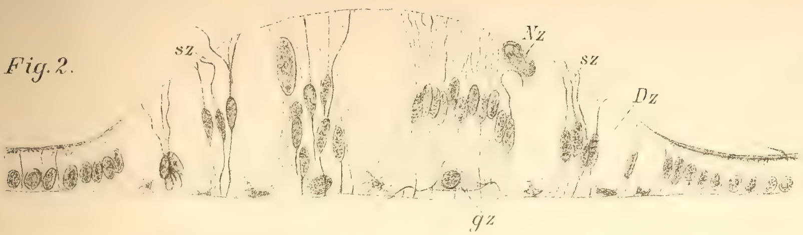
Wilhelm Engelmann

Fig. 1.


n.
b.
d.
g.
a.
c.
e.
f.
h.
h.
gz_1
sz_1
sz_2
i.
gz_2
k.
gz_3
sz_3
m.
l.
gz_4

v. Wilhe

Fig. 2.


sz
Nz
sz
Dz
gz

r.3.

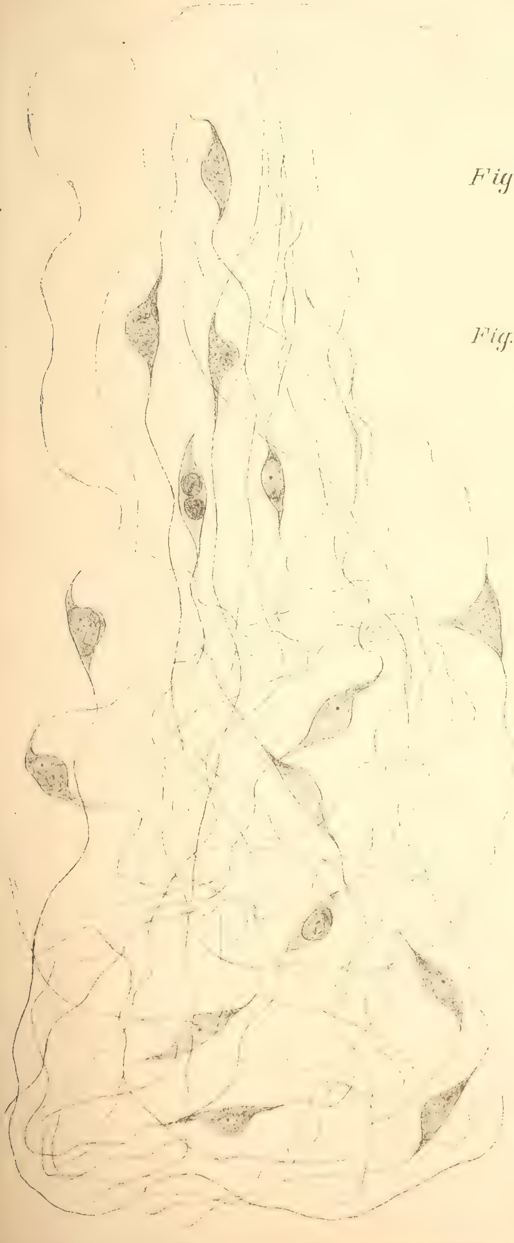


Fig. 4.

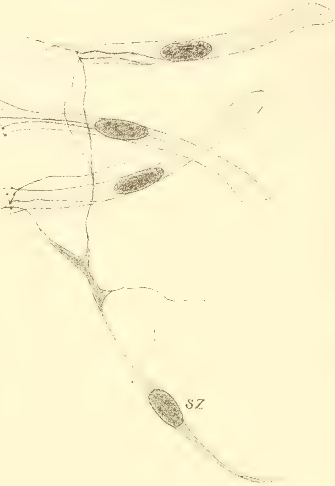


Fig. 5.

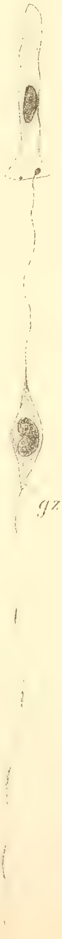


Fig. 6.

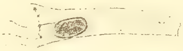


Fig. 7.

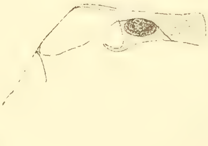
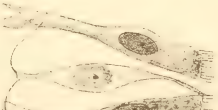


Fig. 8.



ann Leipzig.

Fig 1.

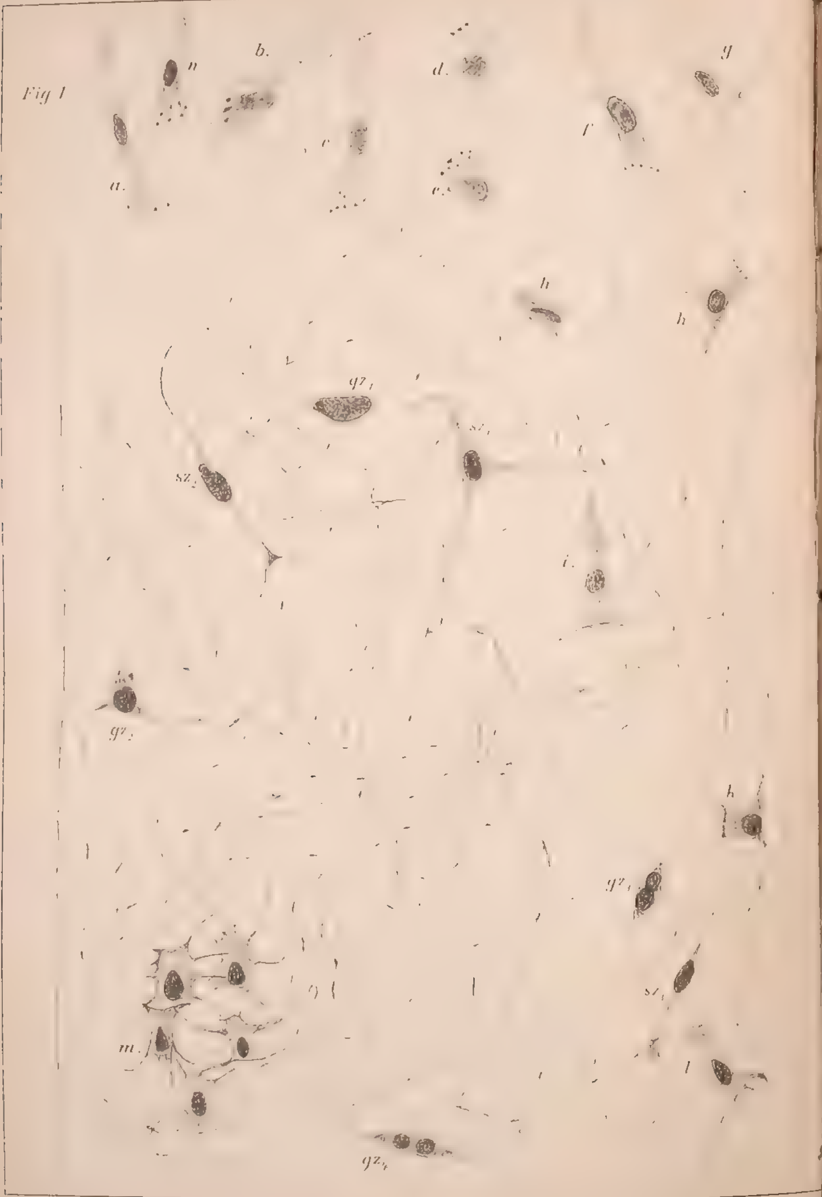

a.
n
b.
d.
c
e.
f
g
h
h
gz1
sz1
sz1
i.
gz1
k
gz1
sz1
l
m.
gz1

Fig. 2.

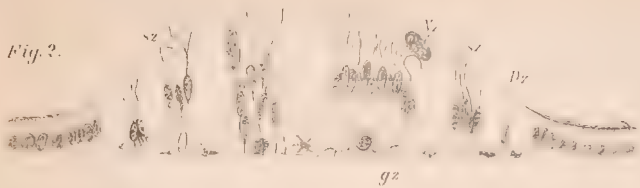

sz
Vz
Vz
Dz
gz

Fig 3

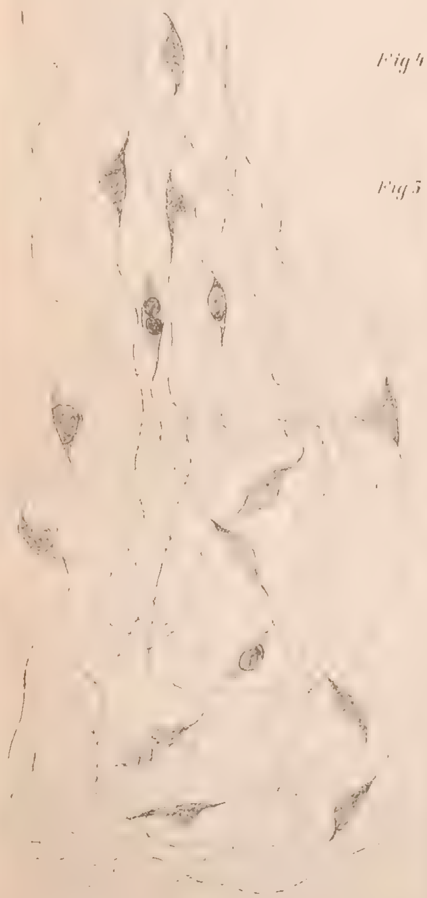


Fig 4.

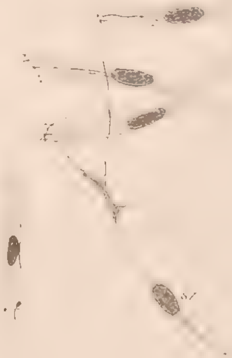


Fig 5

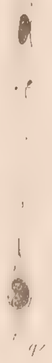


Fig 6

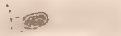


Fig 7

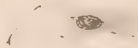
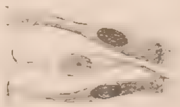


Fig 8



A. Wilhelmann

Fig. 1.

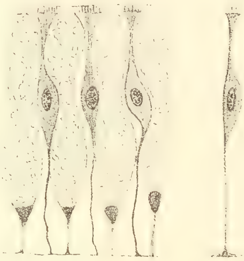


Fig. 2.

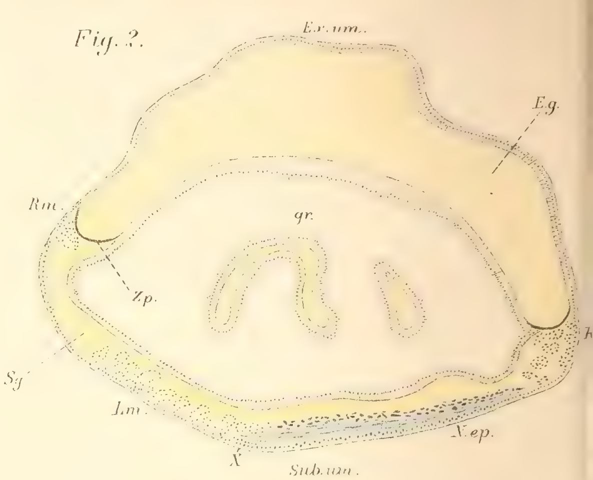

Ex.um.
E.g.
Rm.
gr.
Zp.
Sg
Lm.
N.ep.
X
Sub.um.

Fig. 3.

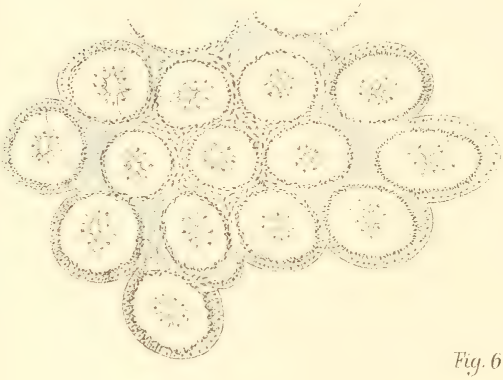


Fig. 4.

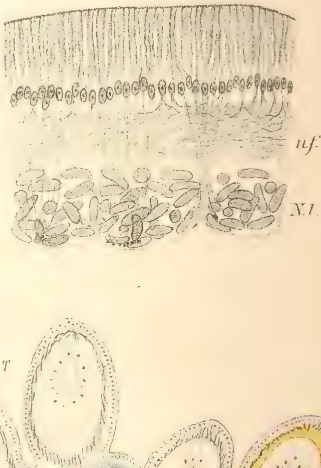


Fig. 6.

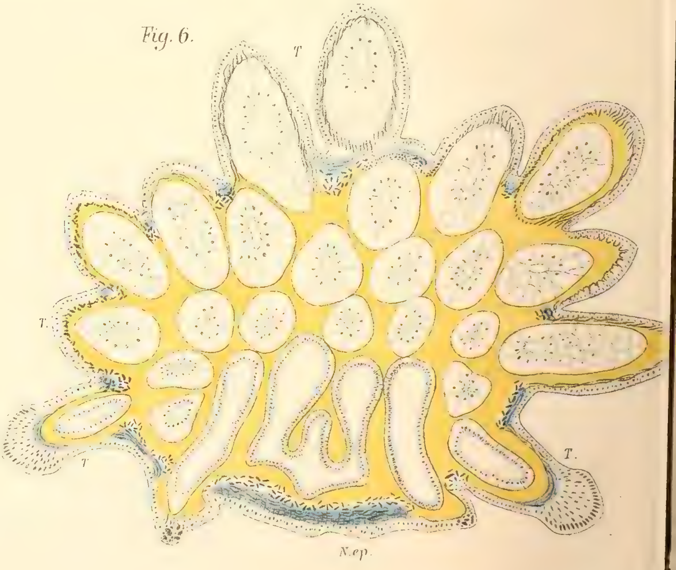
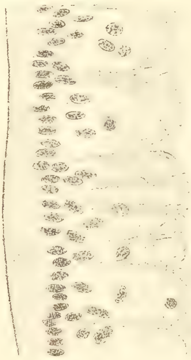


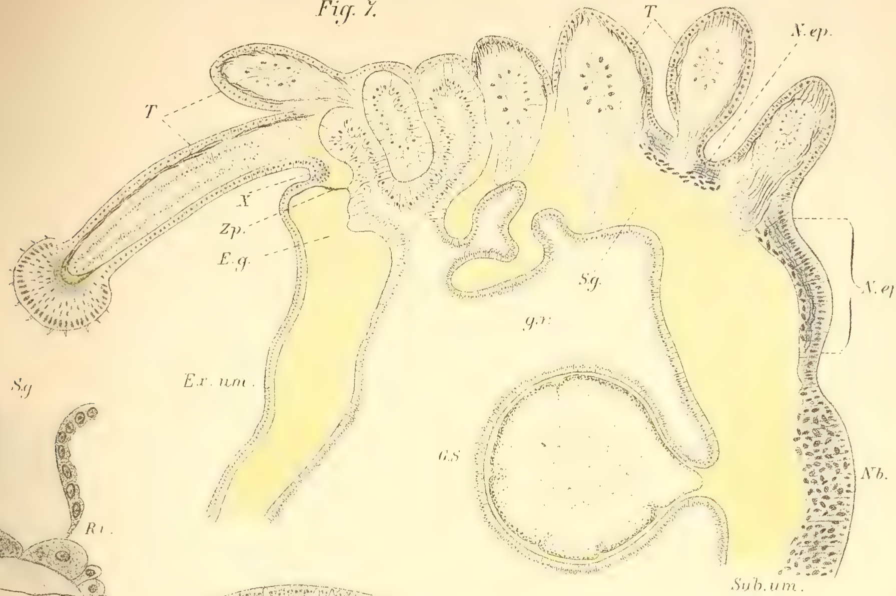
Fig. 5

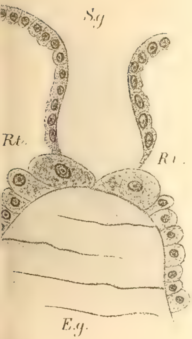


N. Kassianow del.

Verlag v. Wilhel

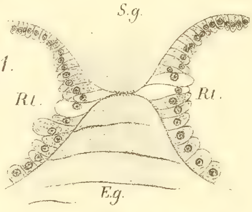
Fig. 7.


T
T
N.ep.
X
Zp.
E.g.
Sg.
g.r.
N.ep.
Ex.um.
G.S
Nb.
Sub.um.



0.

Fig. 11.



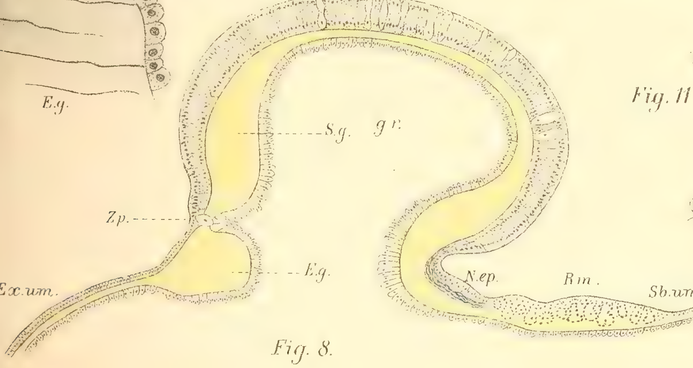

S.g.
g r.
Zp.
Ex.um.
E.g.
N.ep.
Rm.
Sb.um.

Fig. 8.

Fig. 9.b

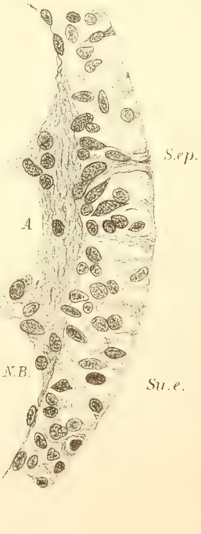
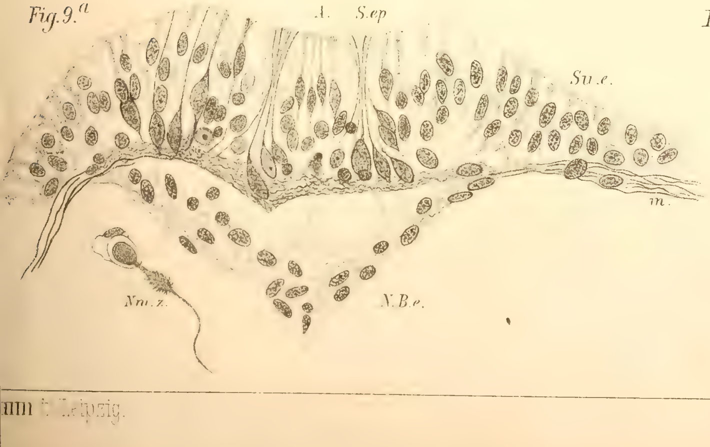


Fig. 9.a


A.
S.ep
Su.e.
m.
Nm.z.
N.B.e.

ann i. Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

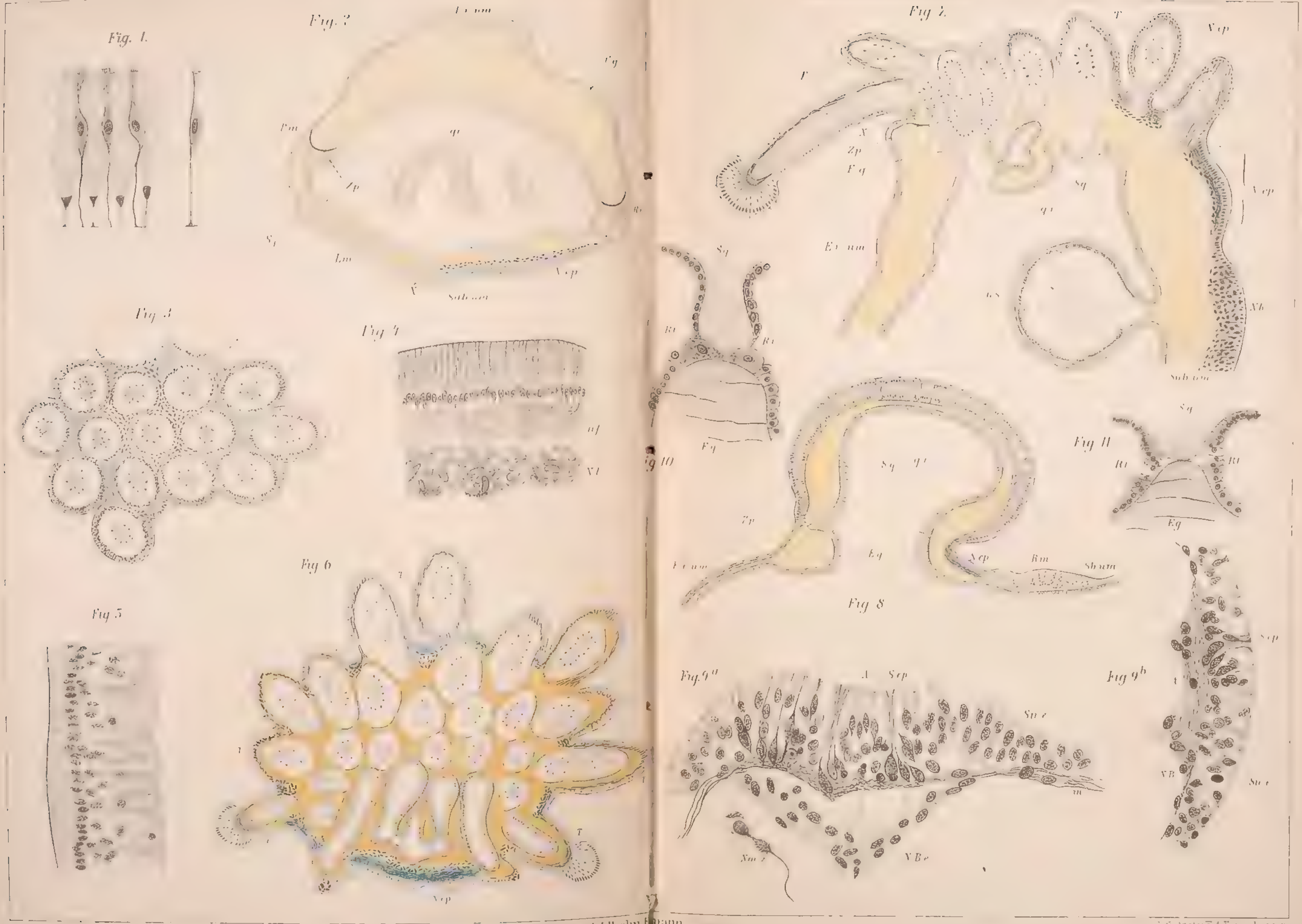


Fig. 1.
Fig. 2
Ec nm
Fg
Pm
qt
Zp
Rb
Sq
Lm
Nep
X
Sub nm
Fig. 3
Fig. 4
nf
Nl
Fig. 5
Fig. 6
T
T
T
Nep
Fig. 7
F
X
Zp
Fg
Sq
qt
Ec nm
T
Nep
Nep
Nb
Sub nm
Sq
Rt
Rt
Fg
Fig. 10
Sq
qt
Zp
Ec nm
Eg
Nep
Rm
Sbnm
Fig. 8
Fig. 11
Sq
Rt
Rt
Eg
Fig. 9a
X
Sep
Snz
m
Nmz
NBe
Fig. 9b
Nep
VB
Snz

Fig. 1.

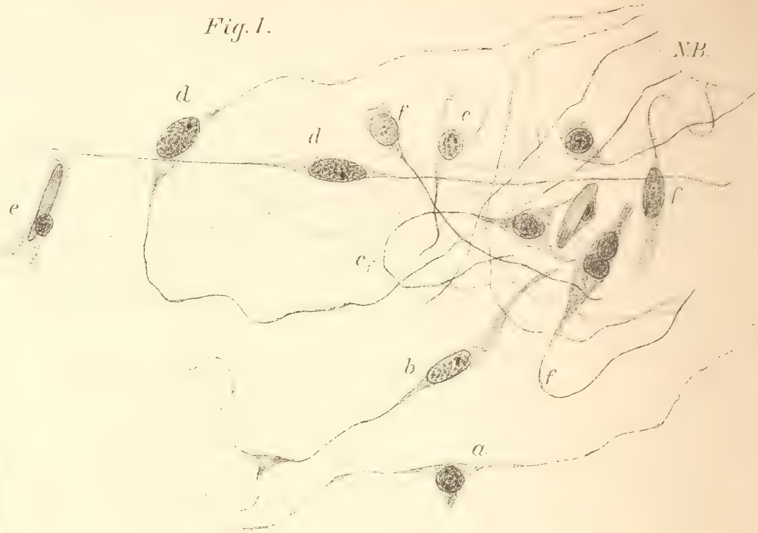

d
d
f
c
N.B.
e
f
c1
b
f
a

Fig. 19.

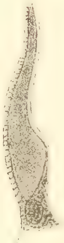


Fig. 2.

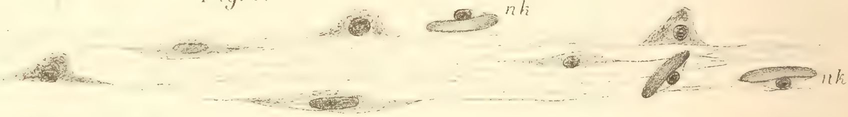


Fig. 3.

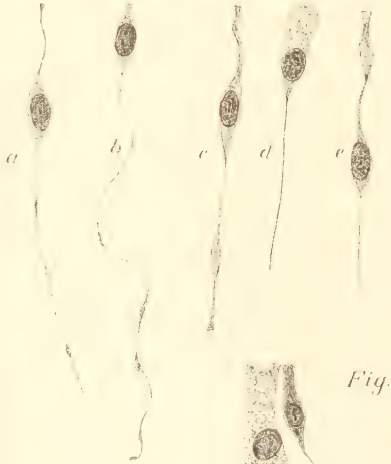


Fig. 4.

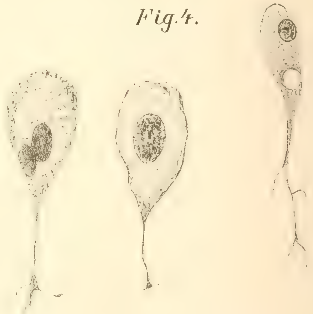


Fig. 5.

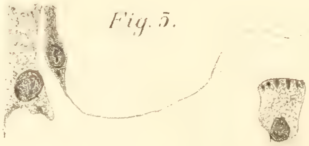


Fig. 17.

Fig. 18.

?. Kossianow del.

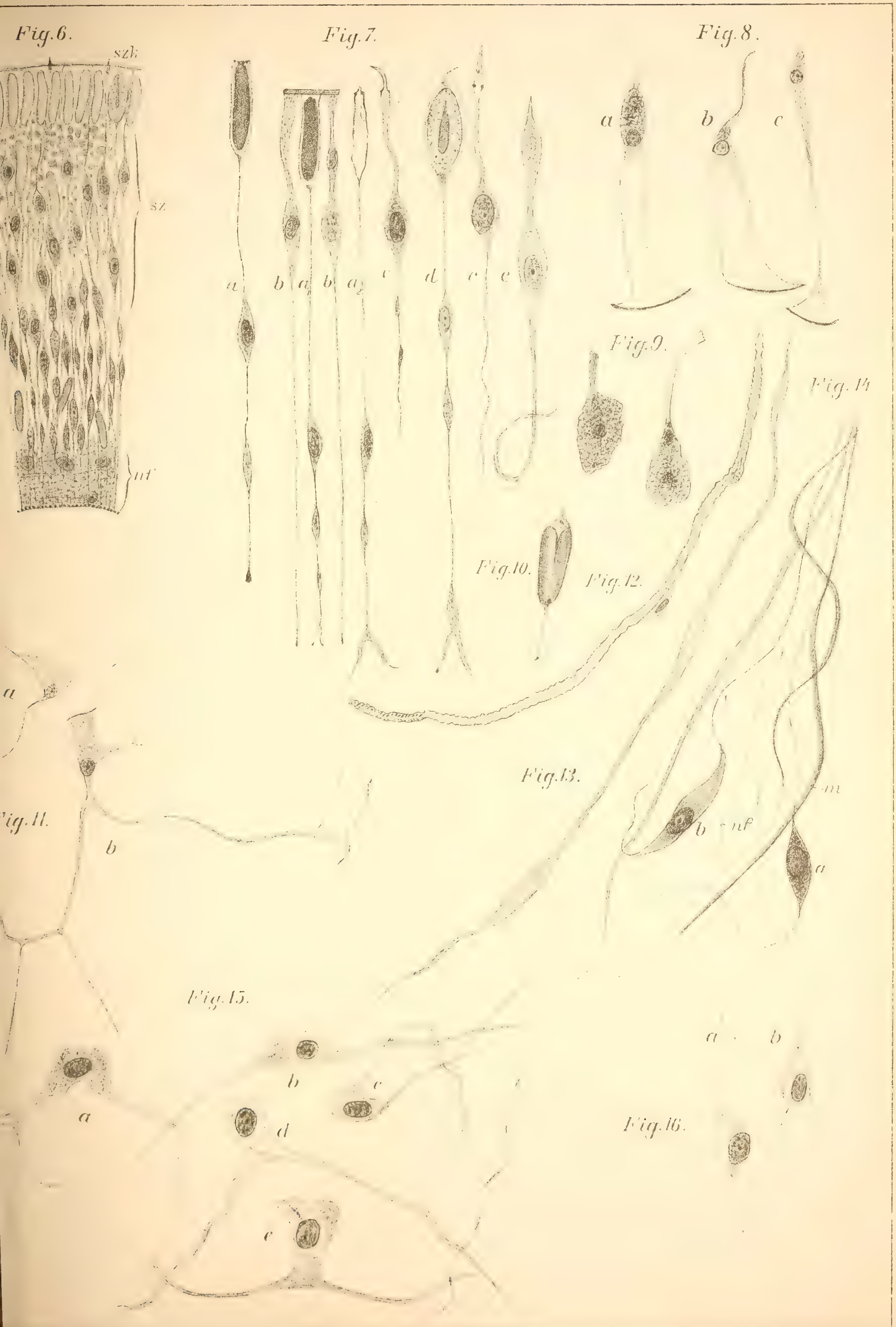


Fig. 6.
szk
sz
nf
Fig. 7.
a
b
a
b
a_2
c
d
c
e
Fig. 8.
a
b
c
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 12.
Fig. 14
m
b
nf
a
Fig. 13.
a
ig. 11.
b
Fig. 15.
a
b
c
d
e
a
b
Fig. 16.

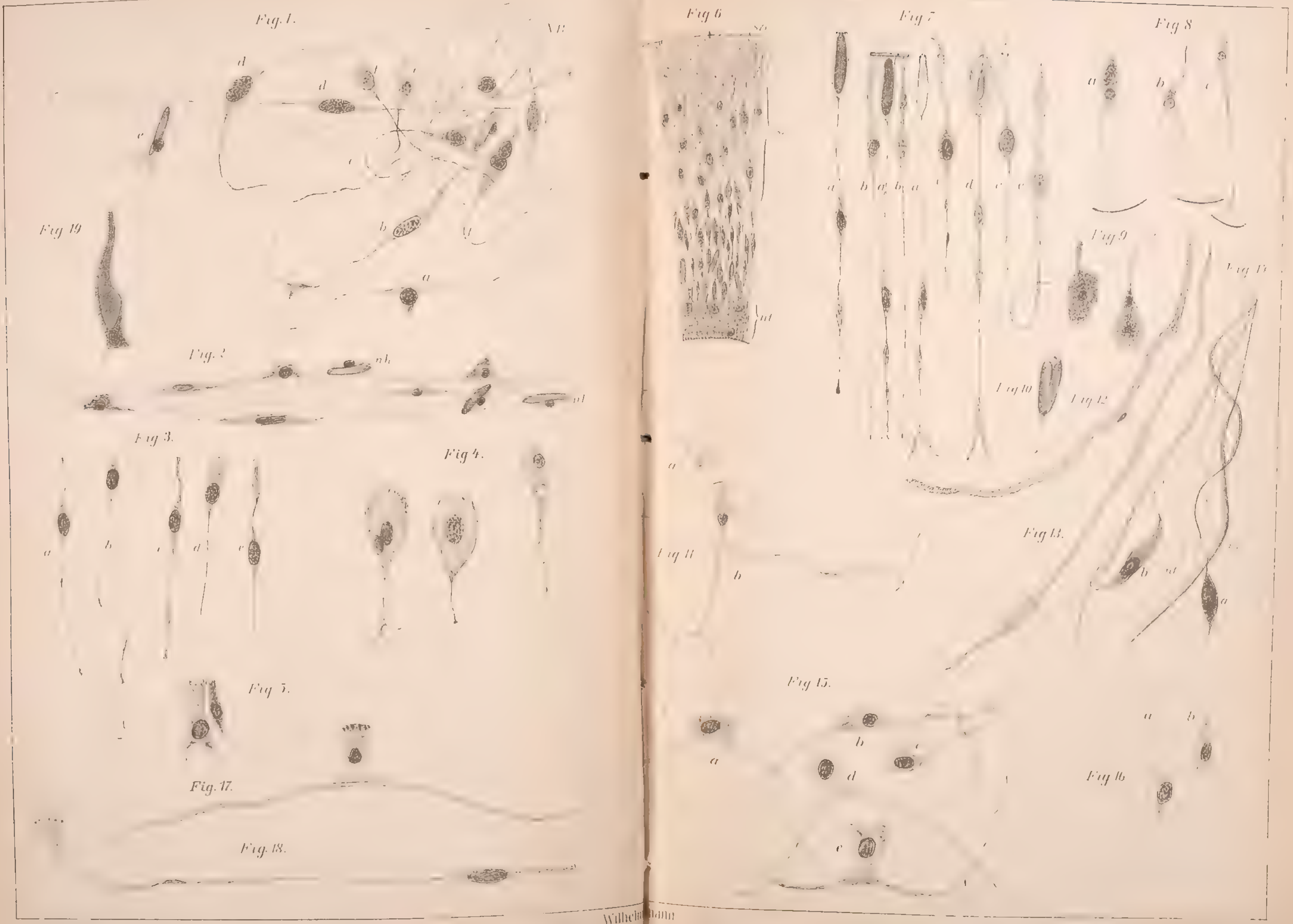


Fig. 1.
a
b
c
d
d
Fig. 2.
nk
Fig. 3.
a
b
c
d
e
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
nt
Fig. 7.
a
b
a
b
a
c
d
e
e
Fig. 8.
a
b
c
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
a
b
Fig. 12.
Fig. 13.
a
b
Fig. 14.
Fig. 15.
a
b
c
d
e
Fig. 16.
a
b
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.

Wilhelm ann

Fig. 1.

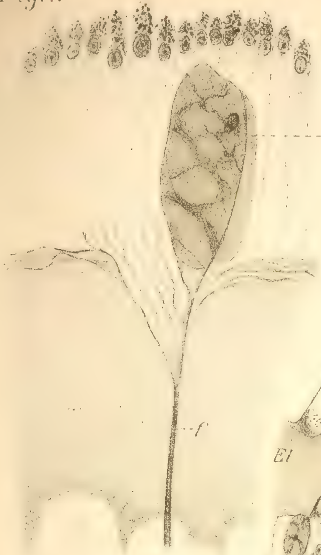


Fig. 2.

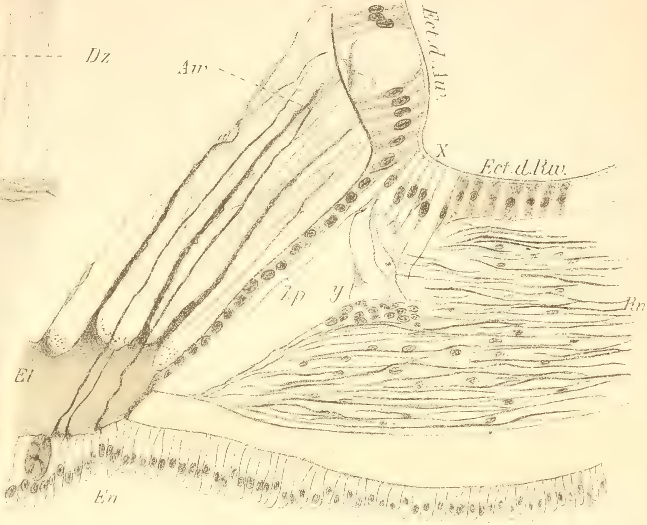

Ect. d. Aw.
Aw
X
Ect. d. Rw.
Zp
y
Rm
Et
En

Fig. 3.

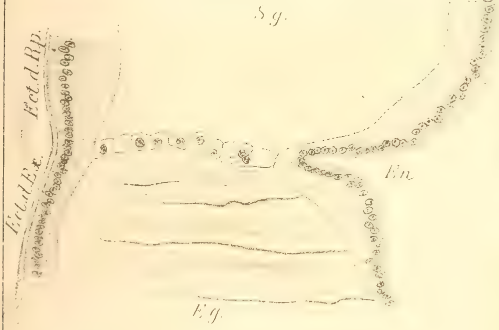

Sg.
Ect. d. Rp.
Ect. d. Ex.
En
Eg.

Fig. 4.

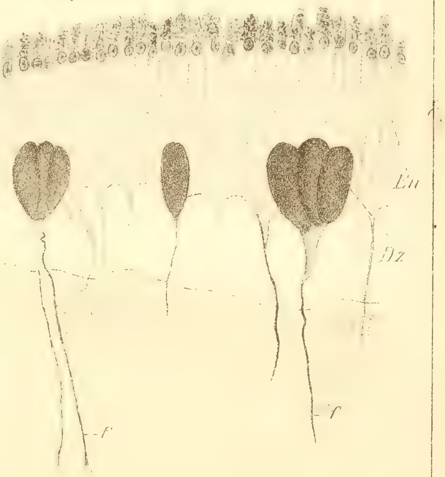


Fig. 5.

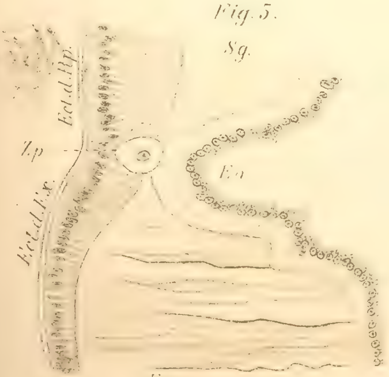
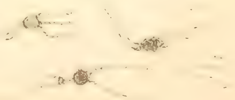
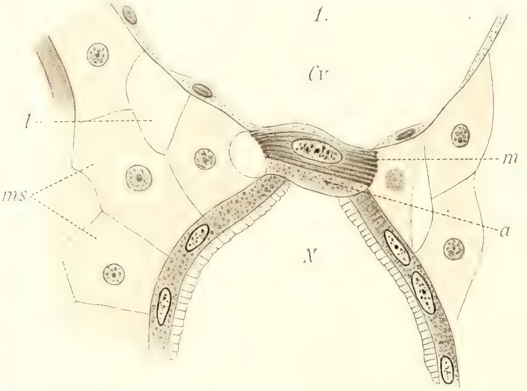

Sg.
Ect. d. Rp.
Zp
Ect. d. Ex.
En
Eg

Fig. 6.

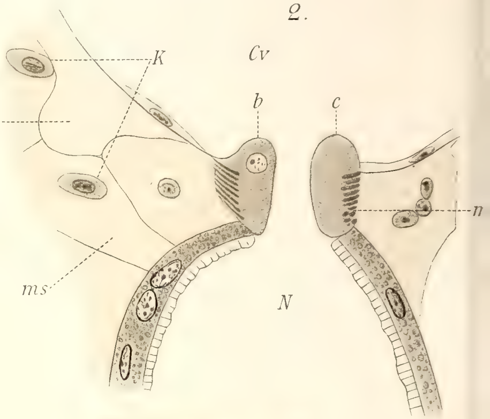


Wilhelm Engelmann i

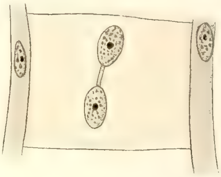
1.



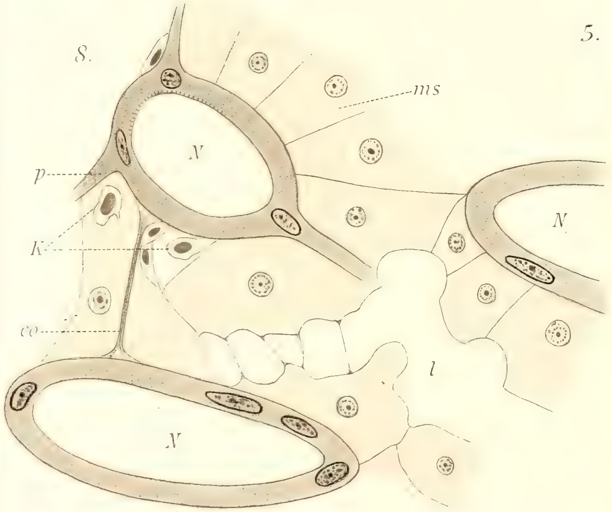
2.

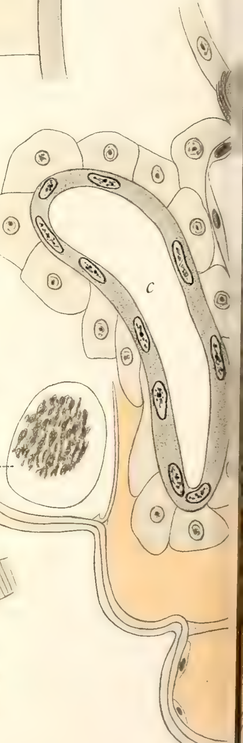

K
Cv
b
c
l
n
ms
N

5.

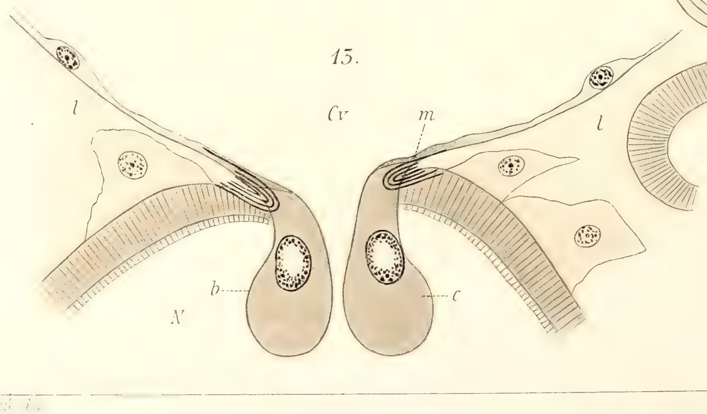


8.

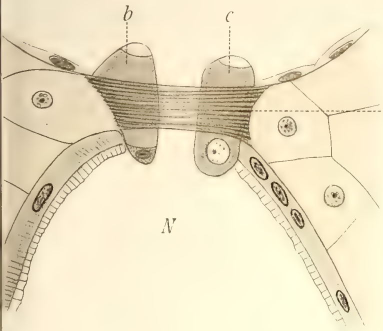

ms
N
p
K
N
co
l
N



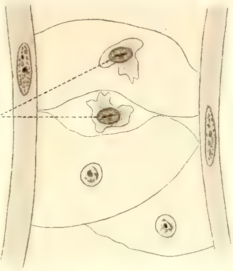
13.



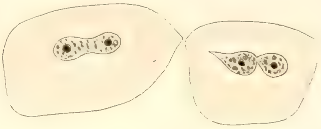
3.



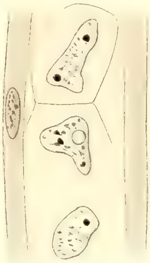
4.



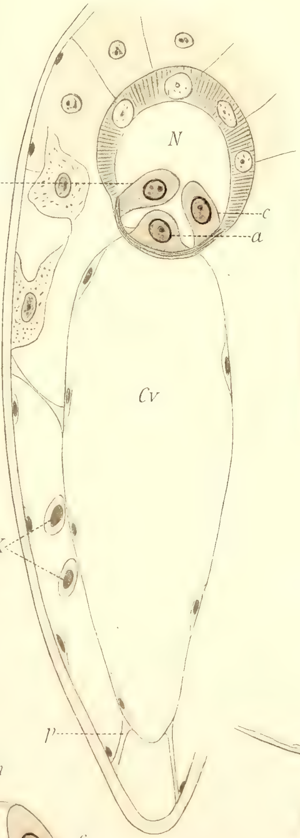
6.



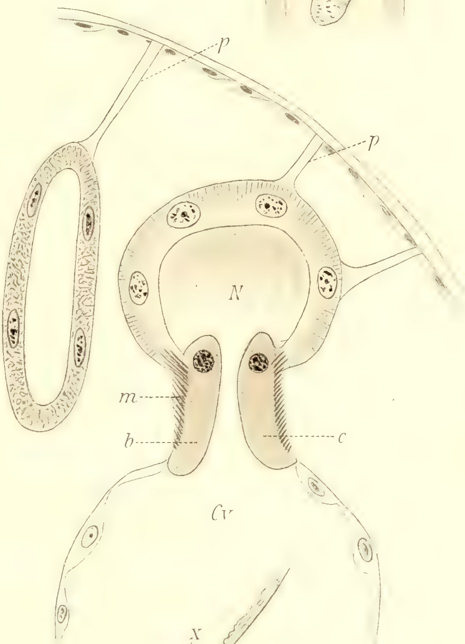
7.



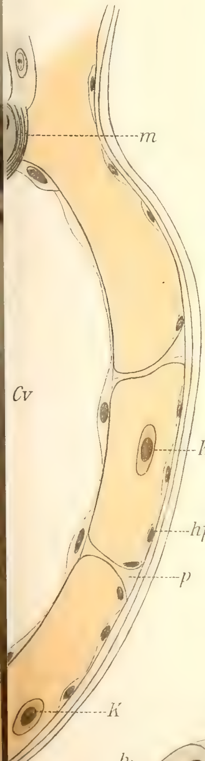
10.

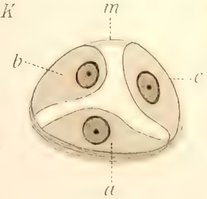


12.

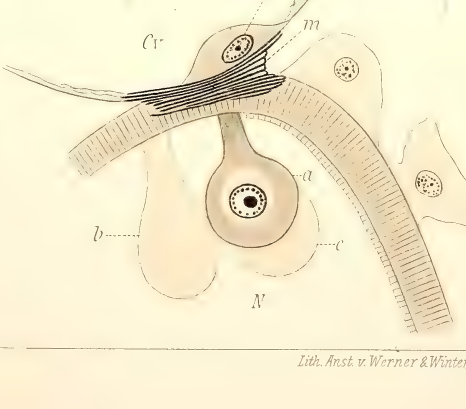


9.





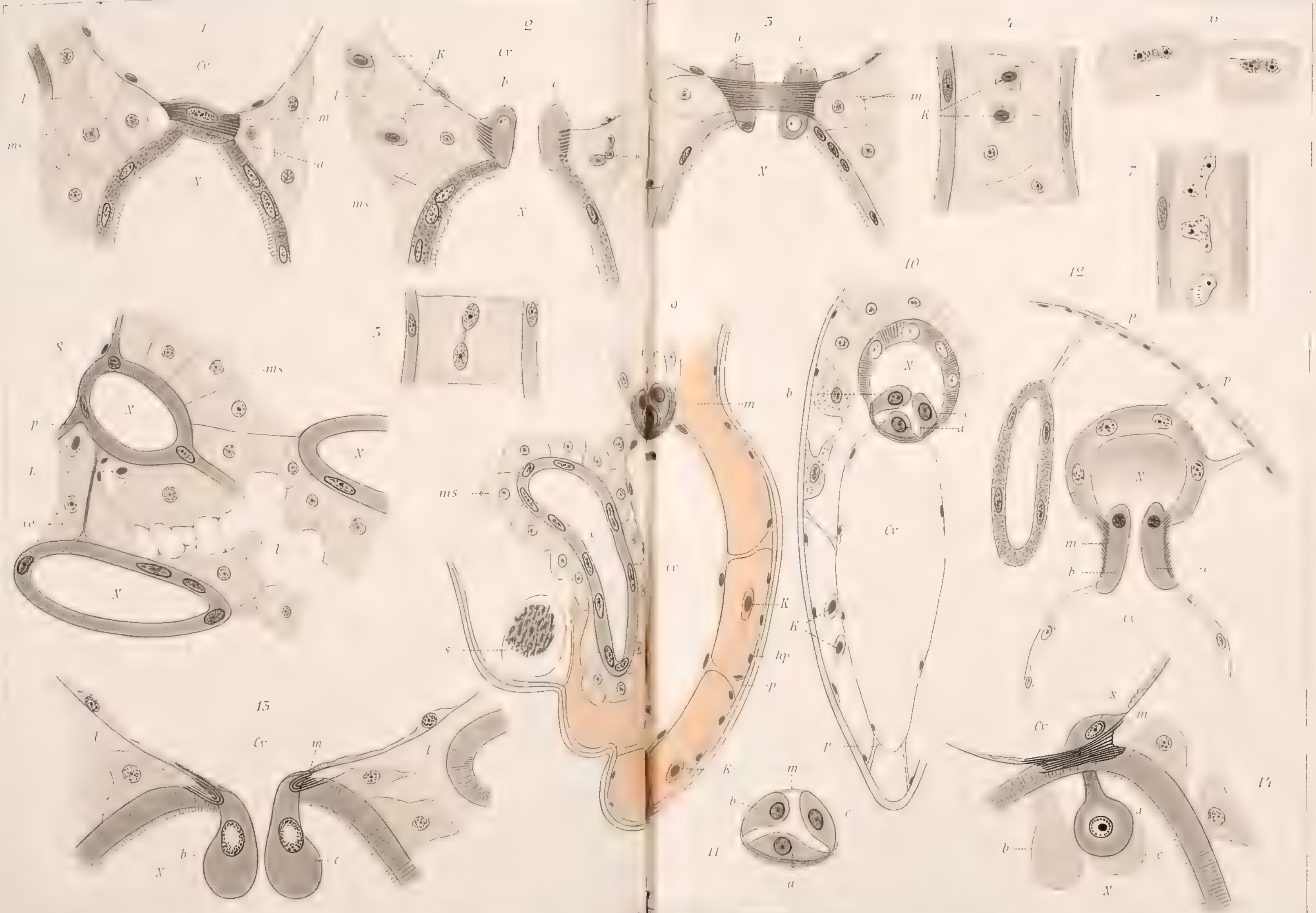
11.



14.

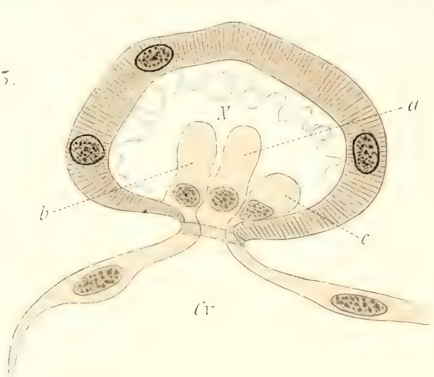
rry, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

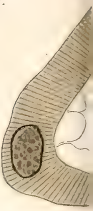

1
Cv
l
m
ms
a
N
2
K
Cv
b
c
l
ms
N
3
b
c
m
N
4
K
5
6
7
8
l
ms
N
p
L
w
N
l
N
9
m
ms
cv
K
hp
p
s
K
10
N
b
a
Cv
K
p
11
m
b
c
a
12
p
p
N
m
b
c
Cv
13
l
Cv
m
l
b
c
N
14
x
Cv
m
a
b
c
N

Vejdovský del.
Verlag von
Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

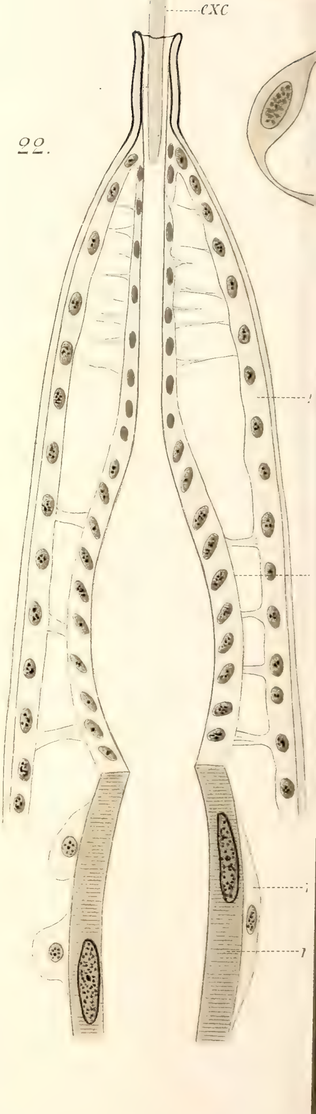
15.



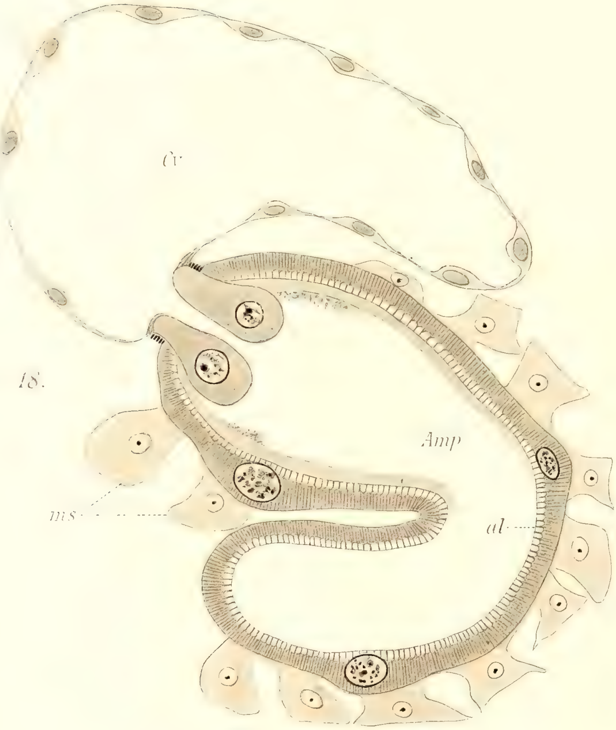
16.



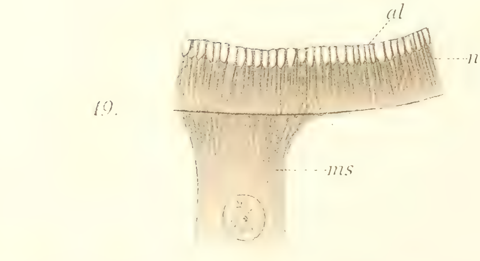
22.



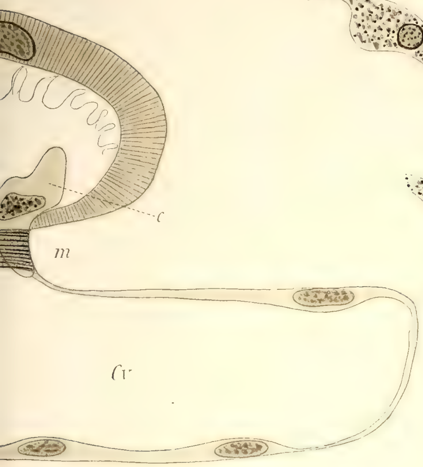
18.



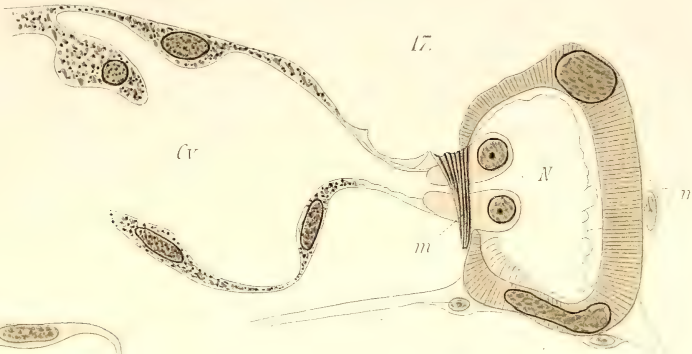
19.



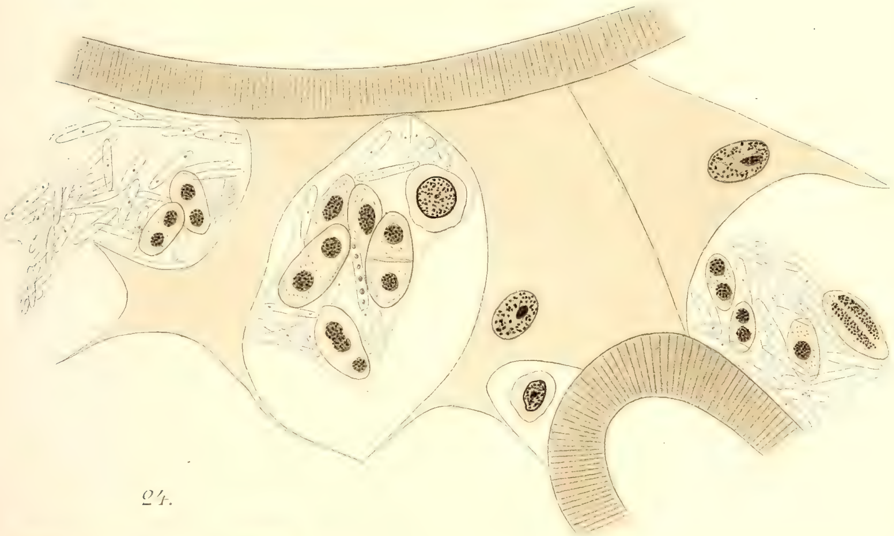
ag von Wil.



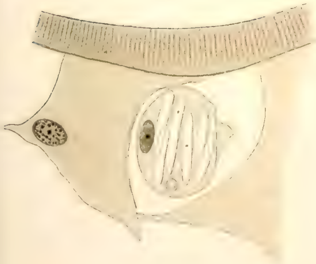
17.



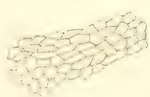
23.



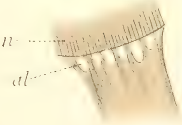
24.



20.



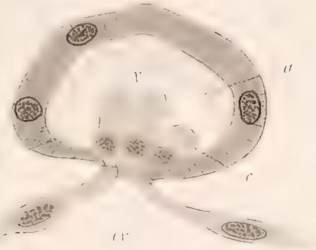
21.



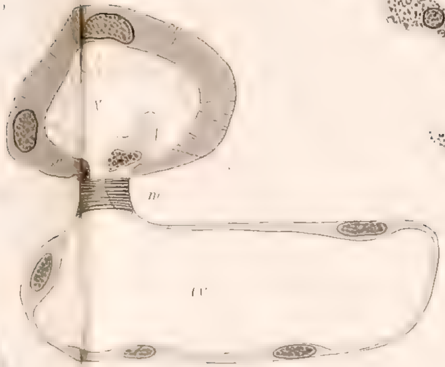
mn. [illegible]

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ª/M.

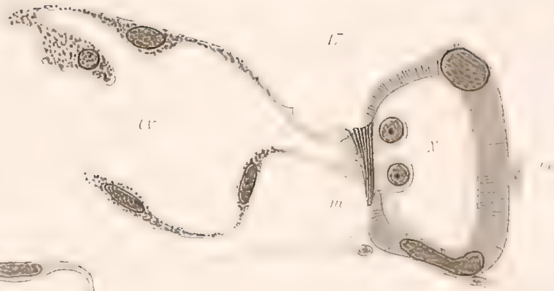
15.



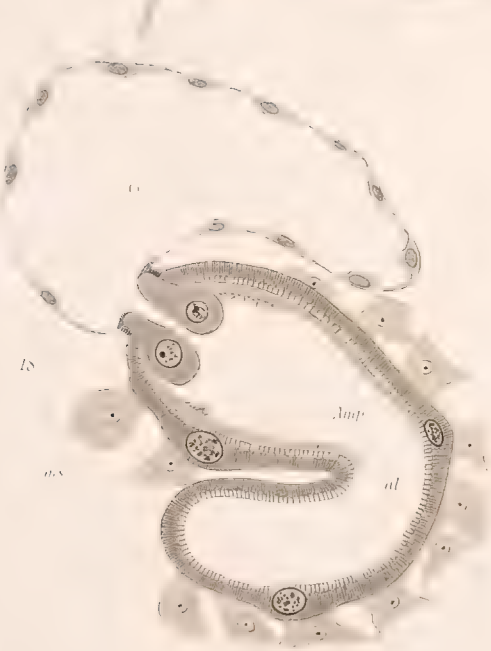
16.



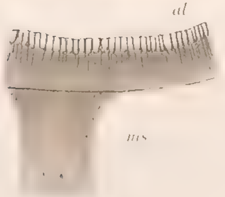
17.



18.



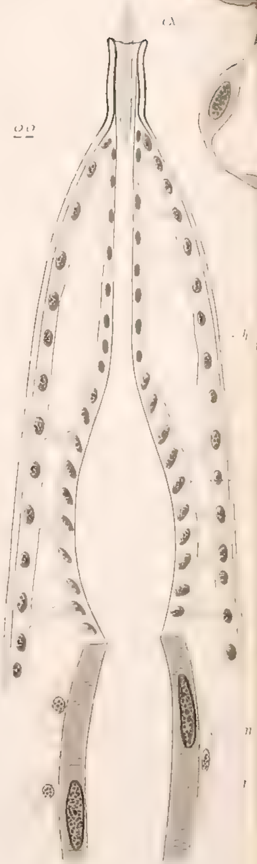
19.



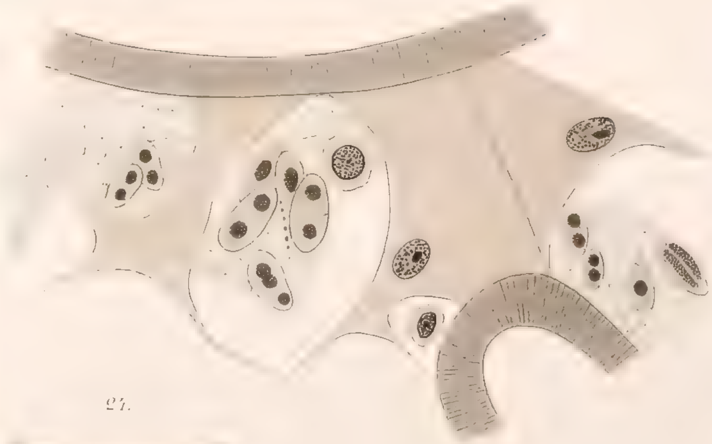
20.

21.

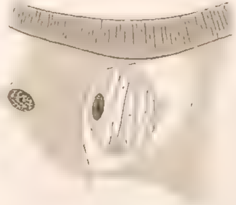
22.



23.

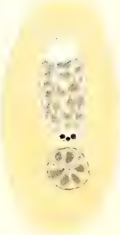


24.

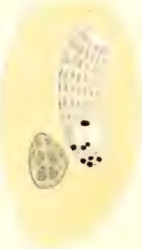


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

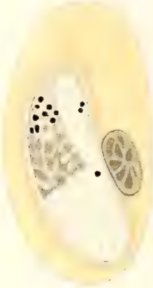
1.



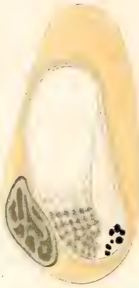
2.



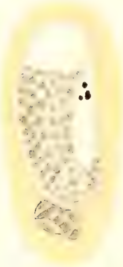
3.



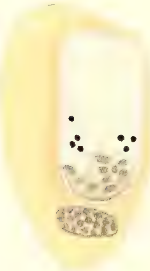
4.



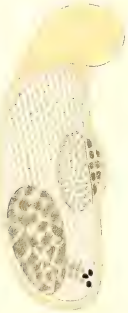
9.



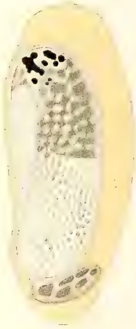
10.



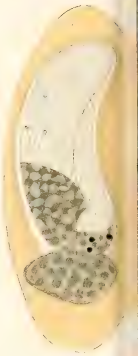
11.



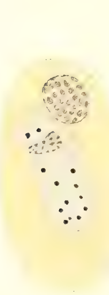
12.



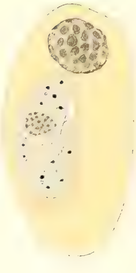
13.



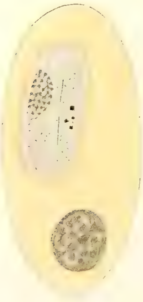
19.



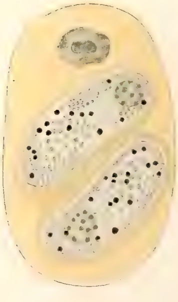
20.



21.

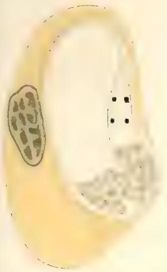


22.

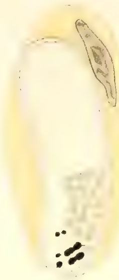


Verlag von Wilh

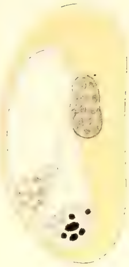
5.



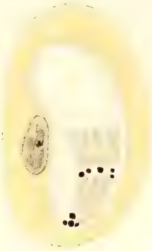
6.



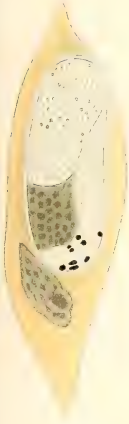
7.



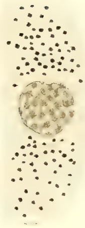
8.



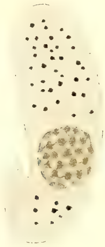
14.



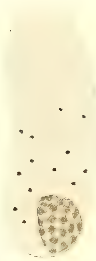
15.



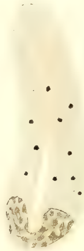
16.



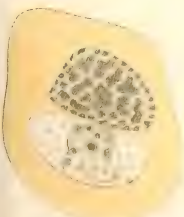
17.



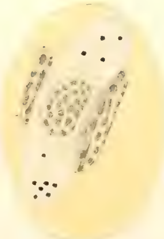
18.



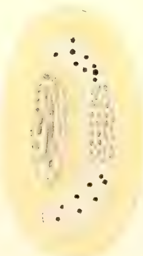
23.



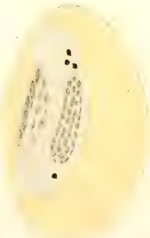
24.



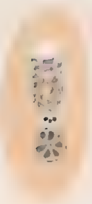
25.

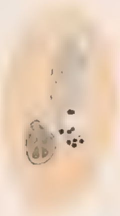


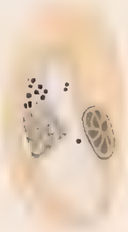
26.



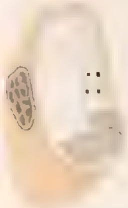
er & Winter, Frankfurt a/M.

1


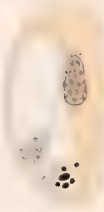
2


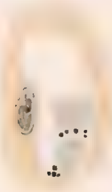
3


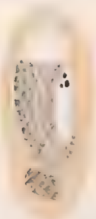
4

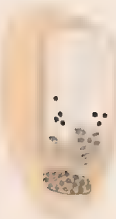
5


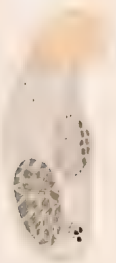
6

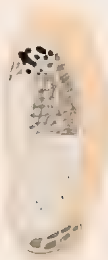
7


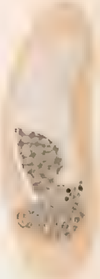
8


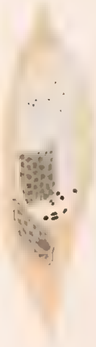
9


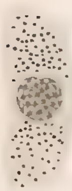
10


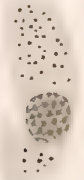
11.


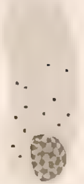
12.


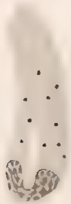
13


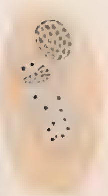
14


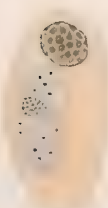
15.


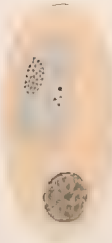
16


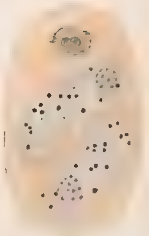
17


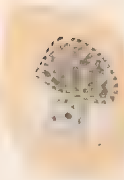
18


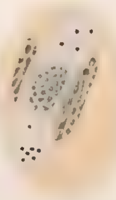
19


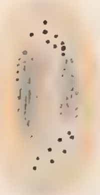
20


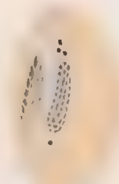
21


22.


23


24


25


26.


[illegible] gezeichnet

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXIX.

Fig. 1.

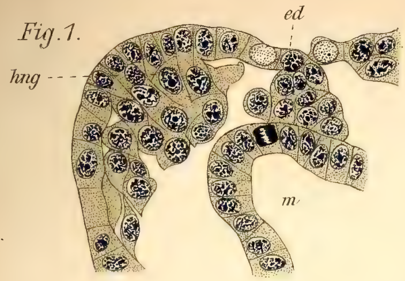


Fig. 4.

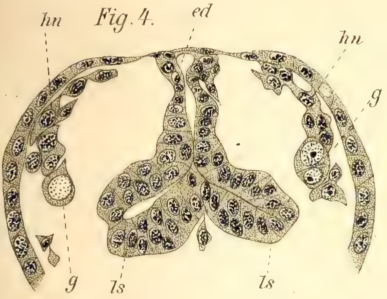

hn
ed
hn
g
g
ls
ls

Fig. 5.

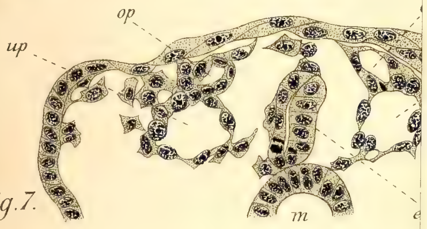
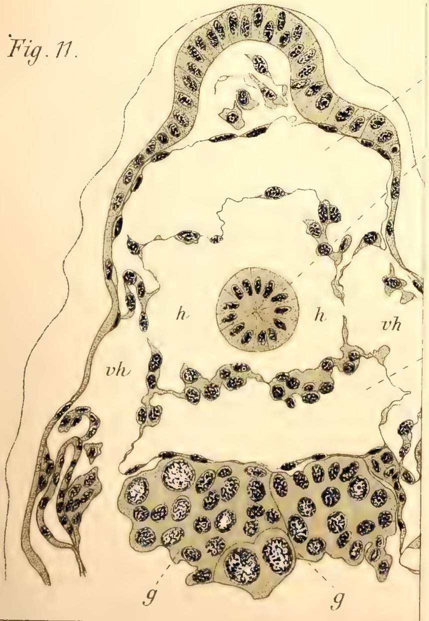


Fig. 7.

Fig. 11.



J. Meisenheimer fec.

Fig 1.

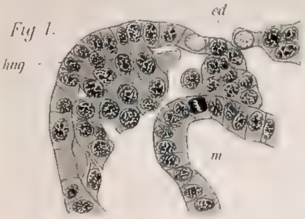


Fig. 2

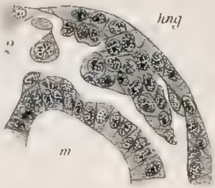


Fig. 3.

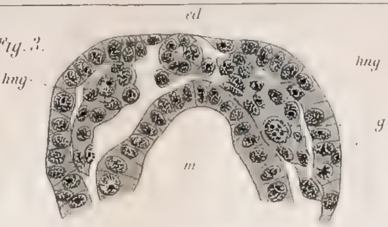

ed
hng
hng
g
m

Fig 4

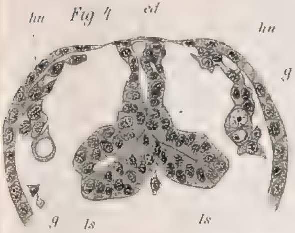

hu
ed
hu
g
g
ls
ls

Fig 5

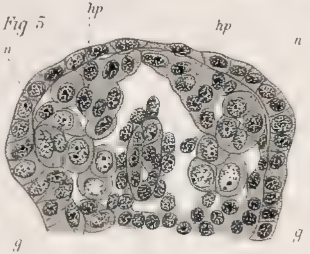
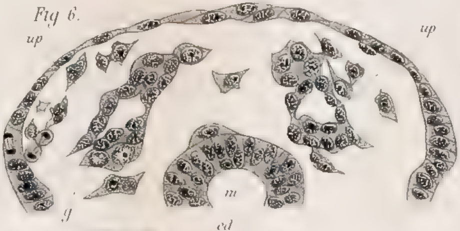


Fig 6.



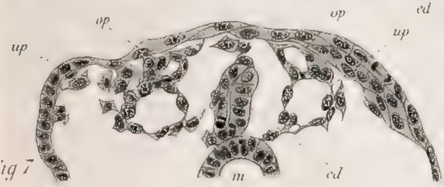

op
op
ed
up
up
m
ed

Fig 7

Fig 8.

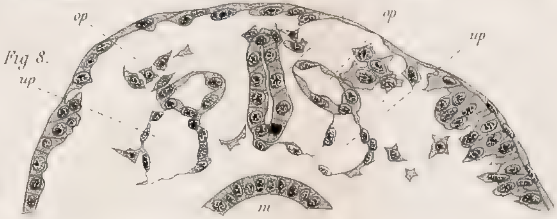

ed
op
op
up
up
m

Fig 11

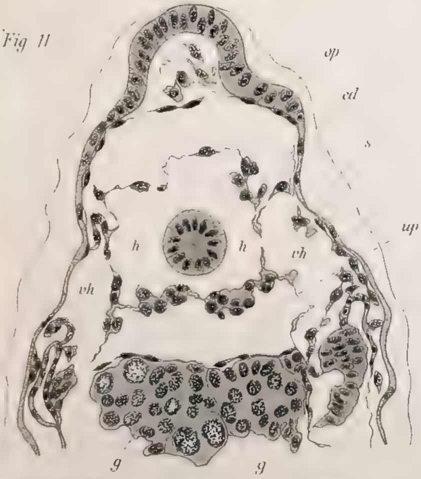

op
ed
s
up
h
h
vh
vh
g
g

Fig 9

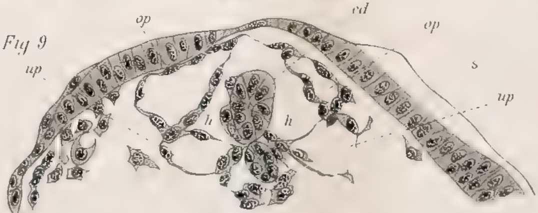
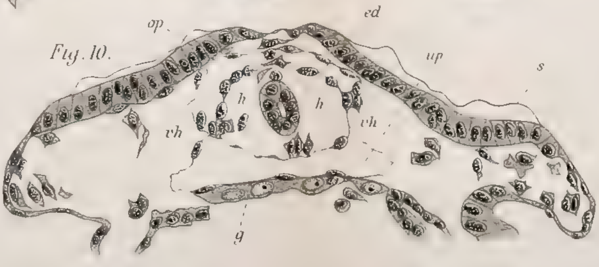

op
ed
op
up
s
up
h
h

Fig. 10.


op
ed
up
s
h
h
vh
vh
g

Wilhelm Engelmann

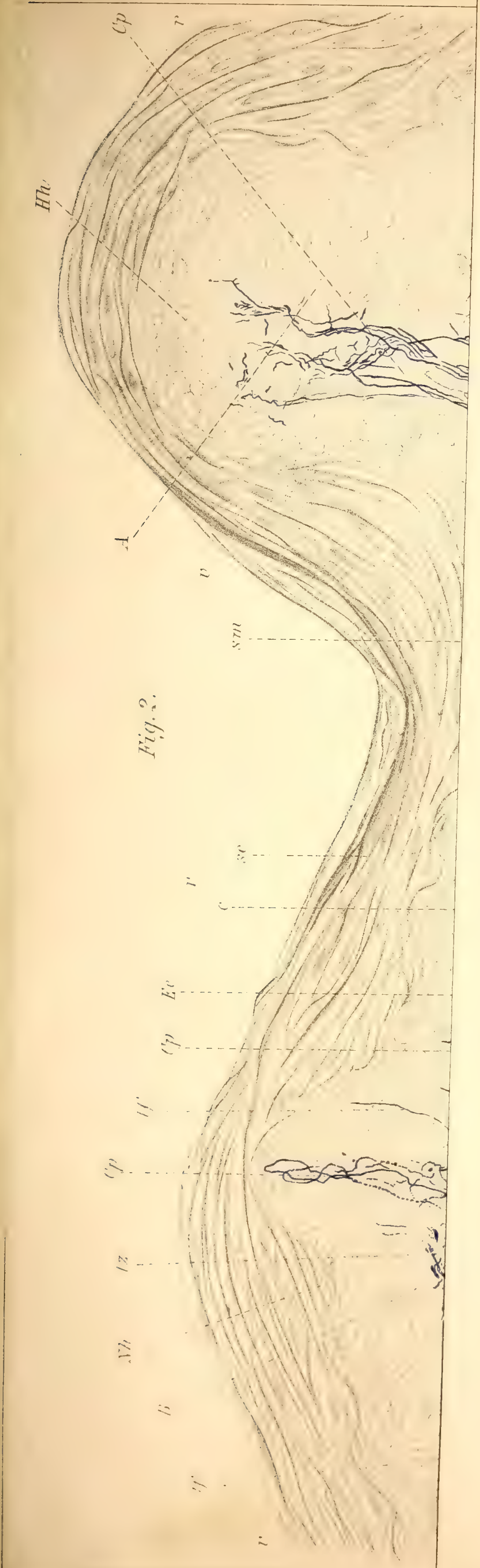

Cp
r
Hv
A
v
sm
sr
r
c
Ec
Cp
ff
Cp
lz
Nh
b
ff
r

Fig. 2.

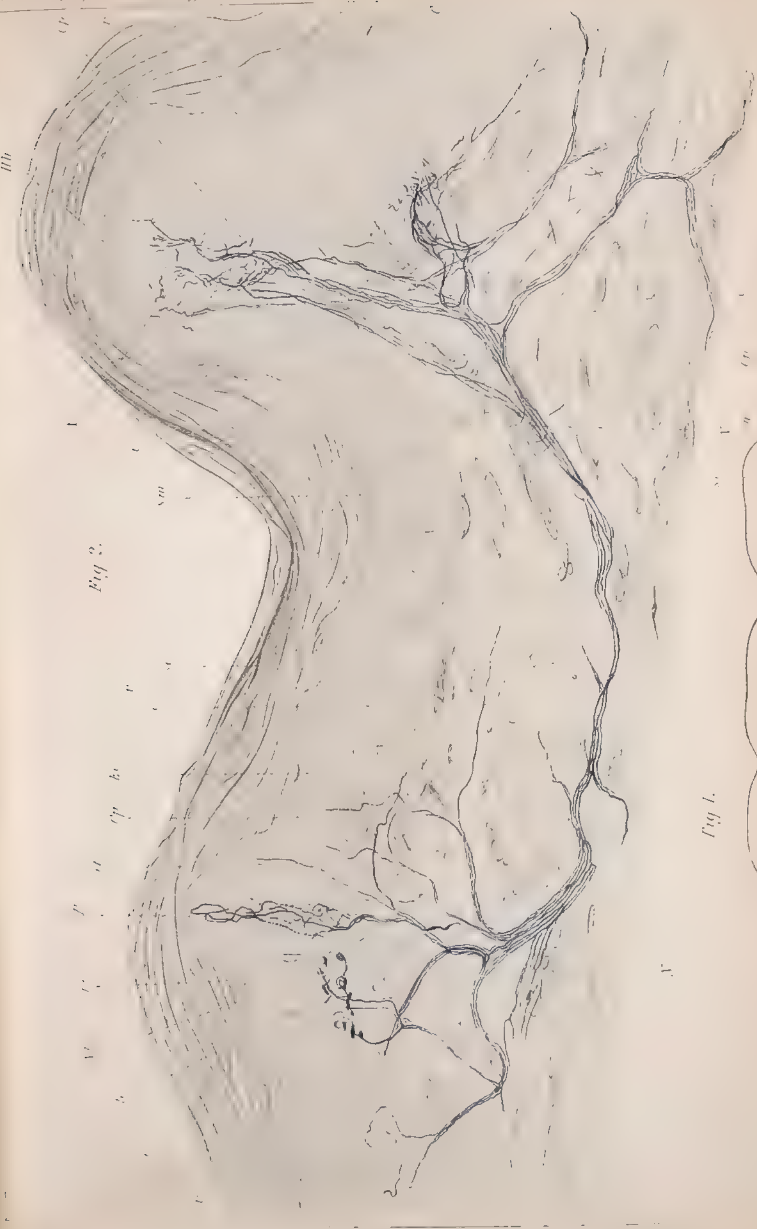


Fig. 2.

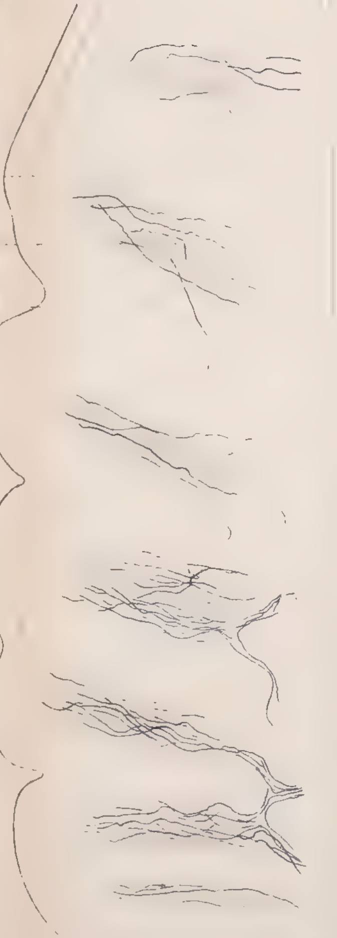


Fig. 1.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 3.

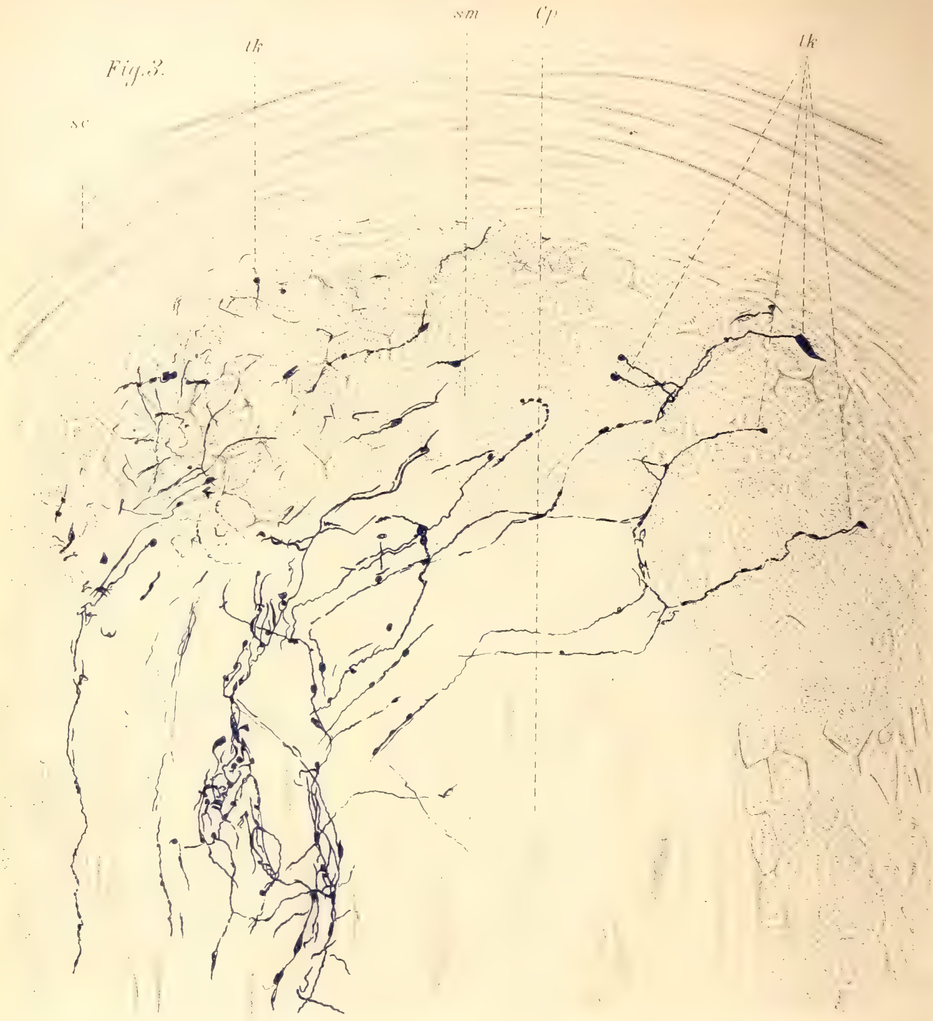

sm
Cp
tk
tk
sc

Fig. 5.

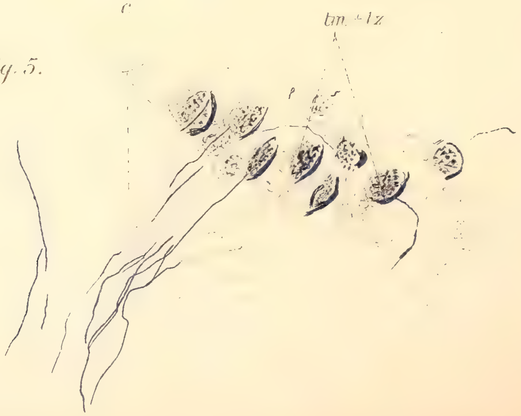
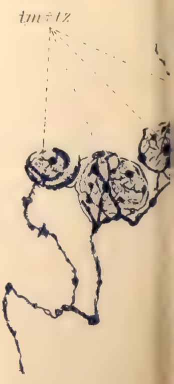


Fig. 7.



Botezat gez.

v.Wilhel

Fig. 4.

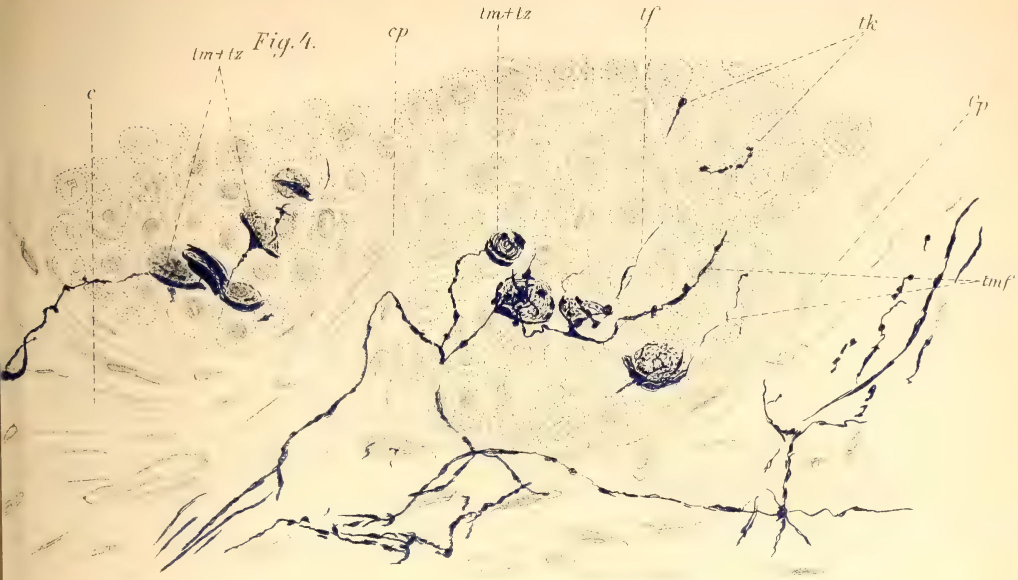
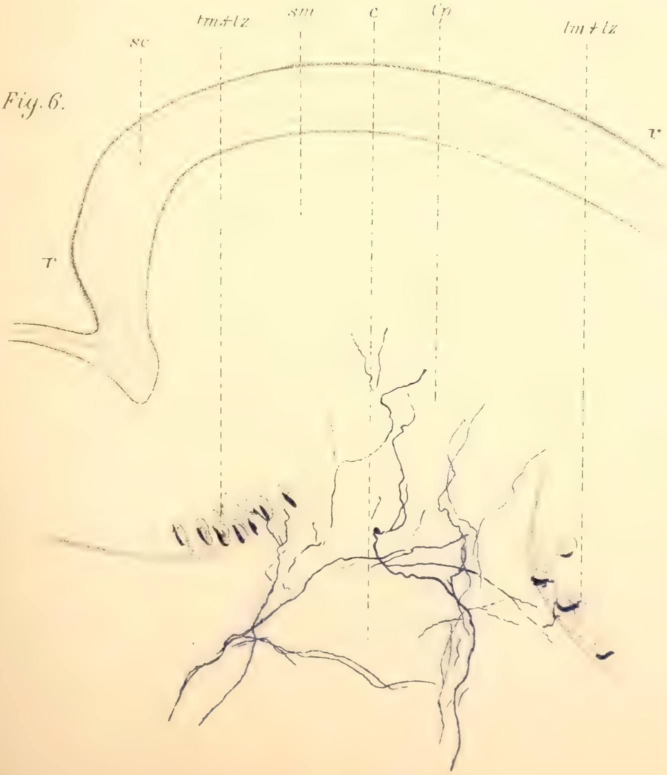

tm+tz
c
cp
tm+tz
tf
tk
Cp
tmf

Fig. 6.


sc
tm+tz
sm
c
Cp
tm+tz
r
r

n P. Leipzig.

Lith. Anst. v.

Fig. 3.

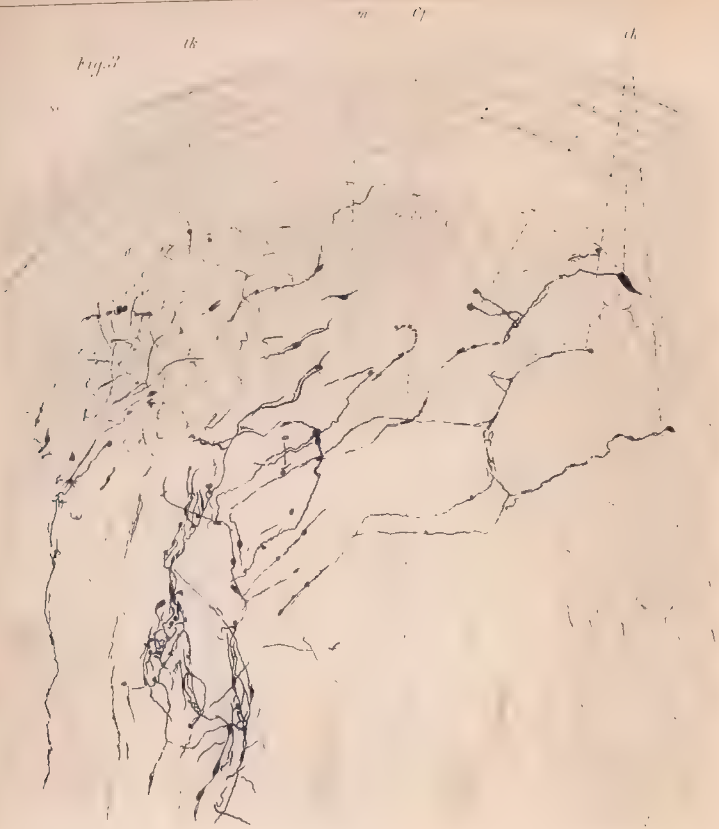


Fig. 4.

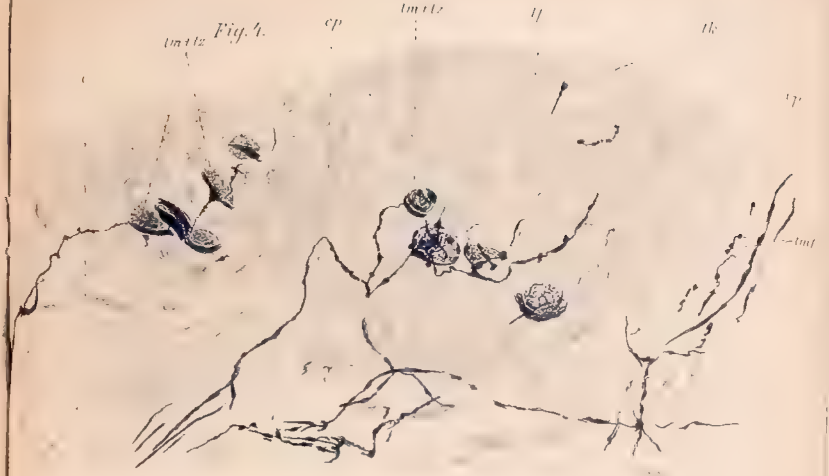

tm+tz
cp
tm+tz
tk
cp
tml

Fig. 5.

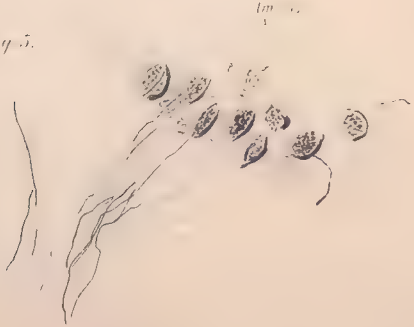


Fig. 7.

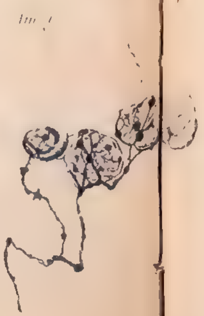
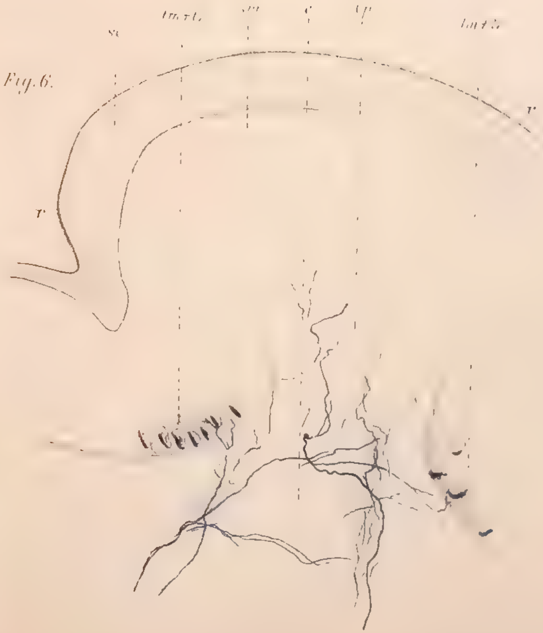


Fig. 6.


sc
tm+tz
m
c
cp
tm+tz
r
r

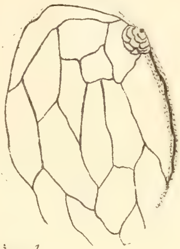


Fig. 1.

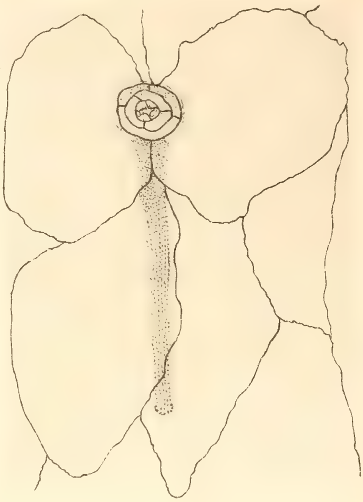


Fig. 2.

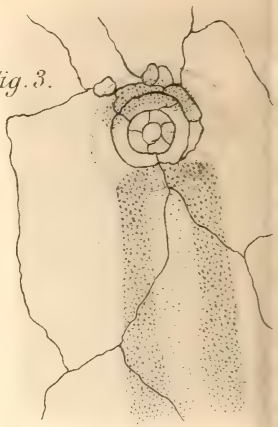


Fig. 3.

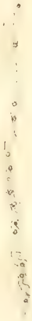


Fig. 7.

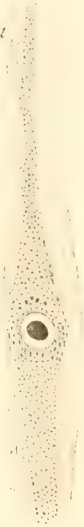


Fig. 8a.

Fig. 9a.

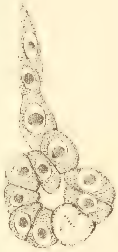


Fig. 10.

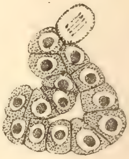


Fig. 11.

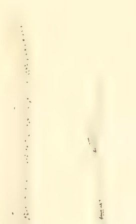


Fig. 8.

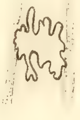


Fig. 9c.

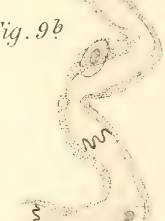


Fig. 9b.

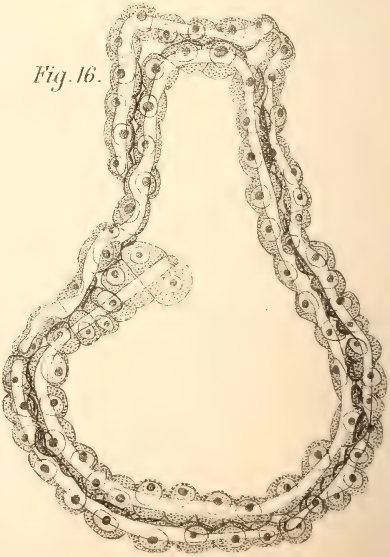


Fig. 16.

Fi

R. S. Bergh del.

Verlag v. Wilhel

ig. 4.

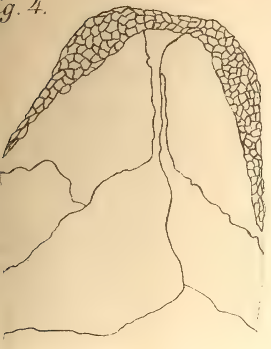


Fig. 5.

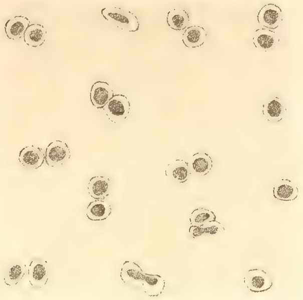


Fig. 6.

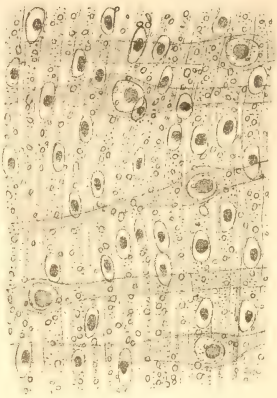


Fig. 13.

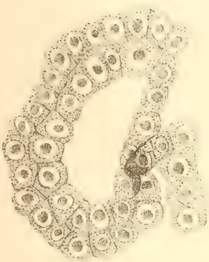


Fig. 14.

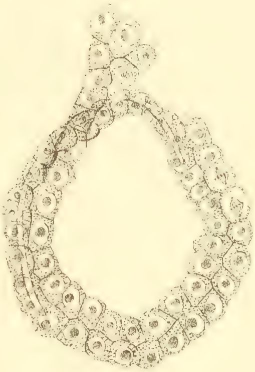
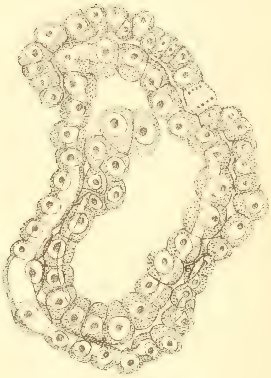
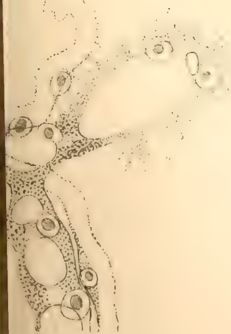


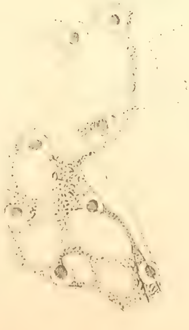
Fig. 15.



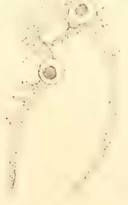
a.



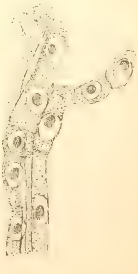
b.



c.



d.



mm in Leipzig.

Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

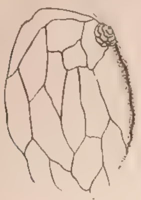


Fig. 1

Fig. 2

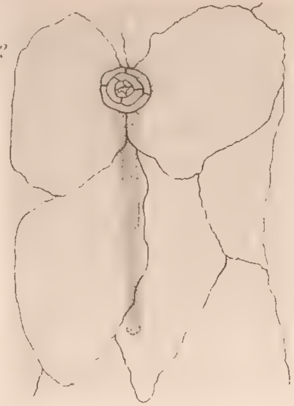


Fig. 3.

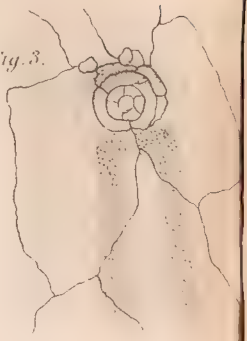


Fig. 4.

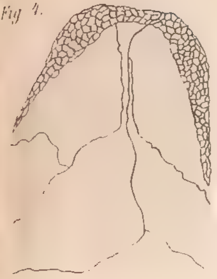


Fig. 5

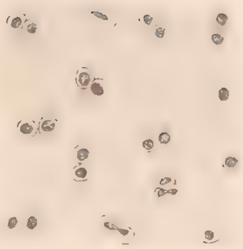
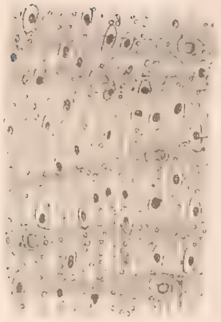


Fig. 6



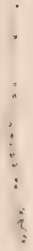


Fig. 7

Fig. 8a

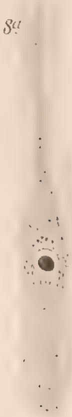


Fig. 9a

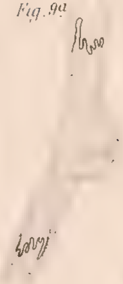


Fig. 10.

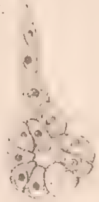
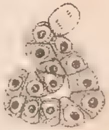


Fig. 11



12

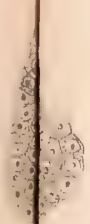


Fig. 13

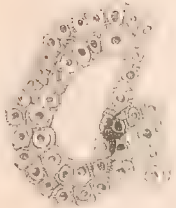


Fig. 14

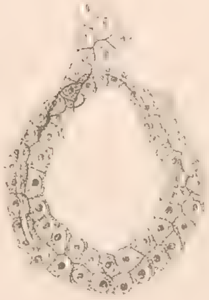
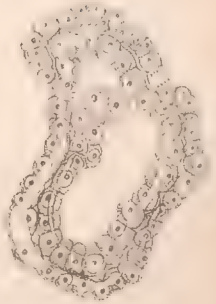


Fig. 15



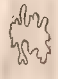
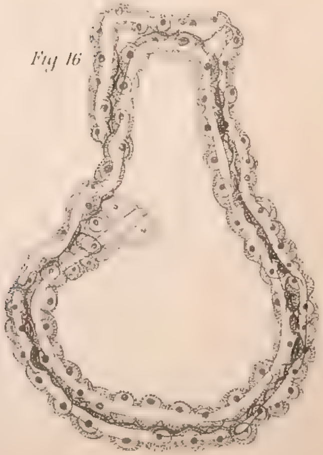
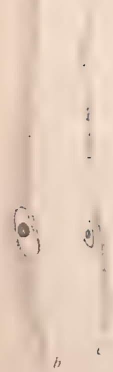


Fig. 9c

Fig. 9b

Fig. 16



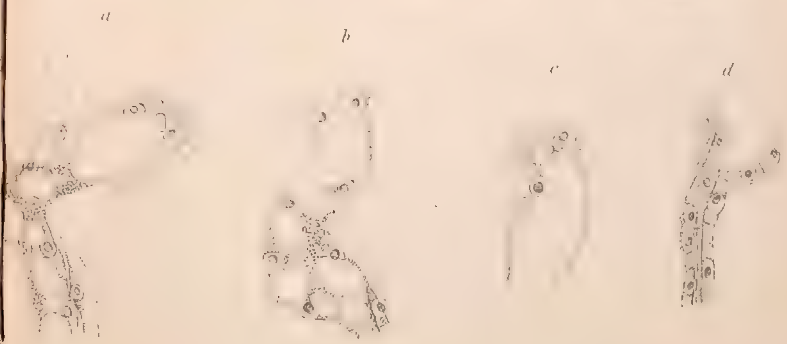


b

c

Fig. 8

Fig. 1



a

b

c

d

Fig. 18.

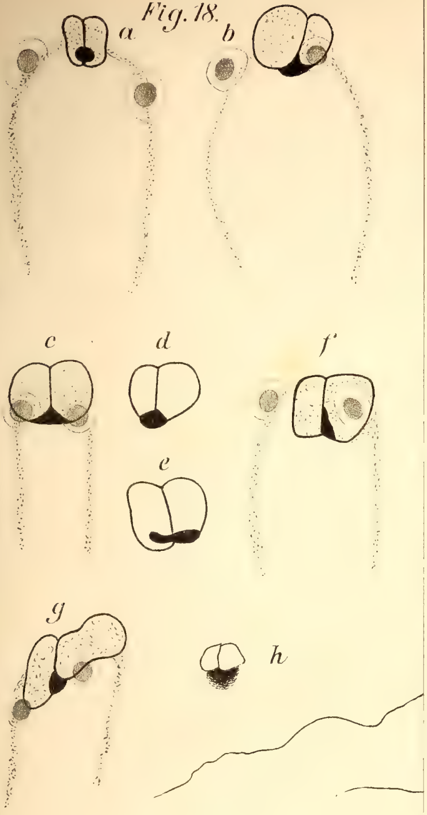
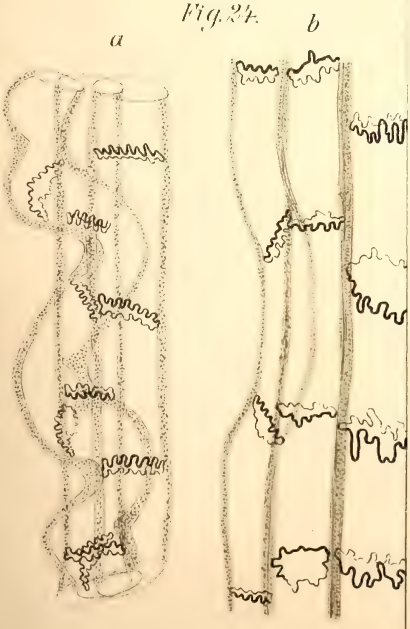
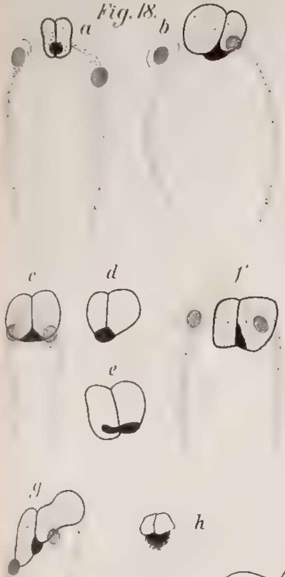


Fig. 24.



R. S. Bergh del.

Fig. 18.



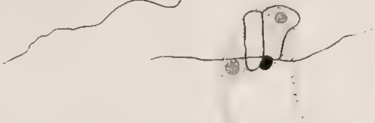


Fig. 19.

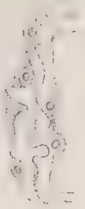


Fig. 20.

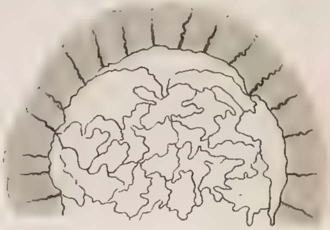


Fig. 21.

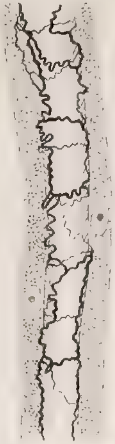


Fig. 22.

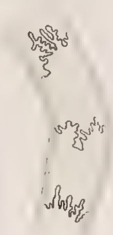


Fig. 23.

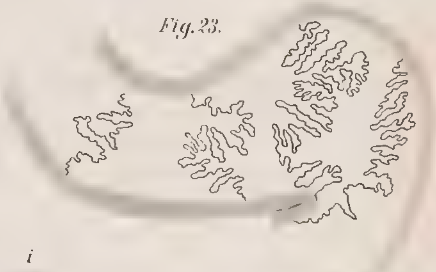


Fig. 24.

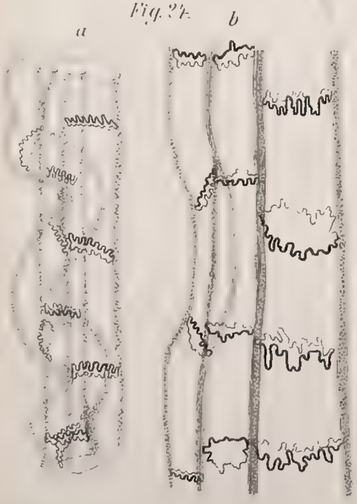


Fig. 25.

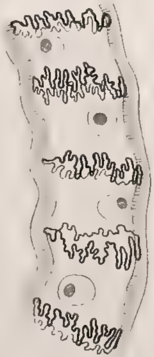
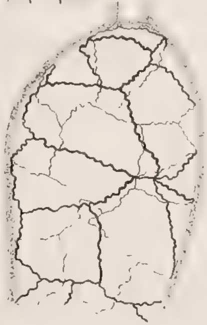
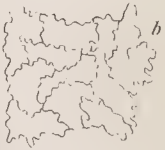
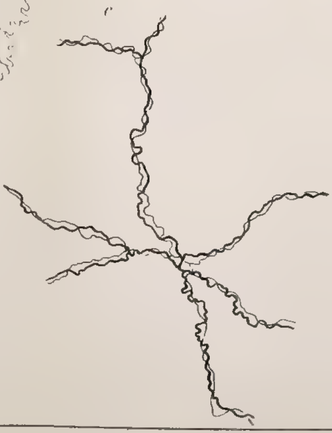


Fig. 26.





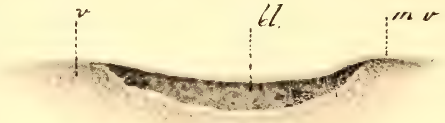


R. S. Bergh del.

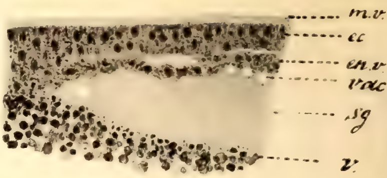
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

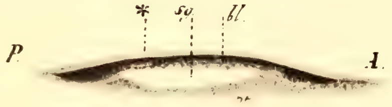
1.



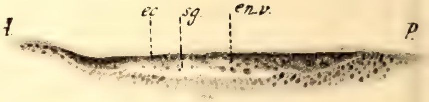
3.


m.v.
ec
en.v
vac.
sg
v.

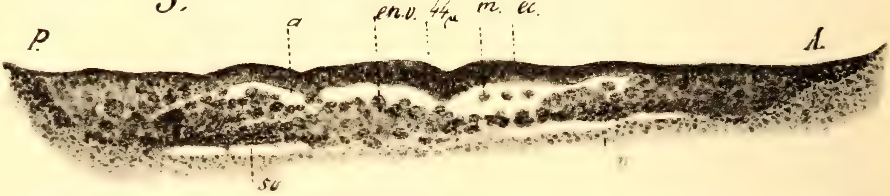
2



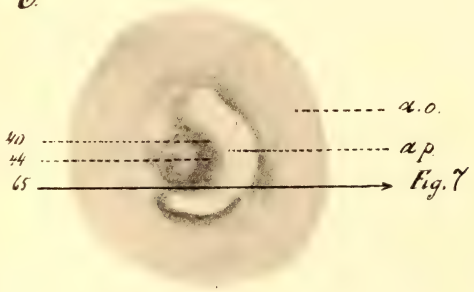
4.



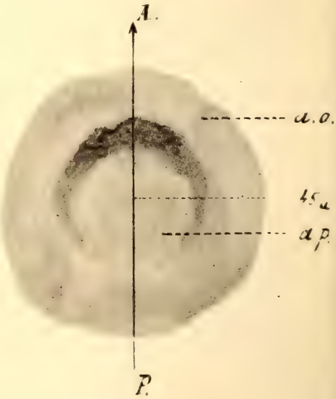
5.


P.
a
en.v.
44μ
m.
ec.
A.
sg
n

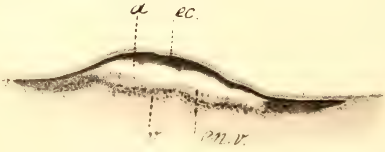
6.


a.o.
40
44
65
a.p.
Fig. 7

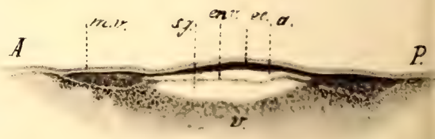
8.



7.



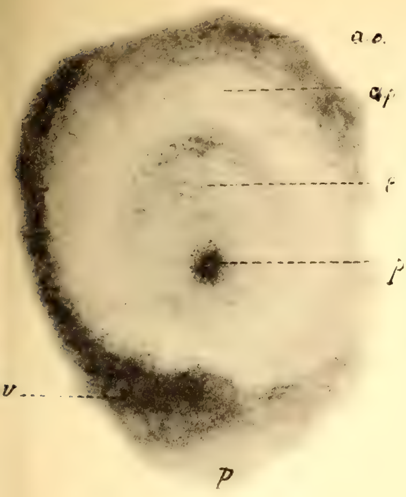
9.


A
m.v.
sg.
en.v.
ec.
a.
P.
v.

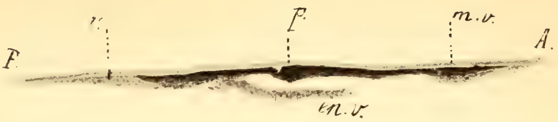
P. Mitrophanow del.

Verlag v. Wil

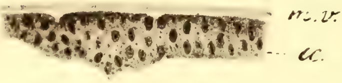
10.



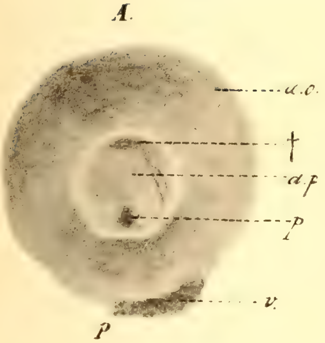
11.



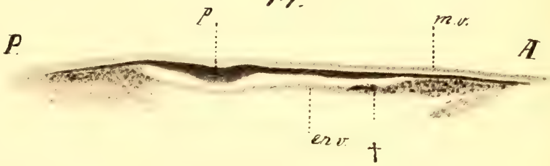
12.



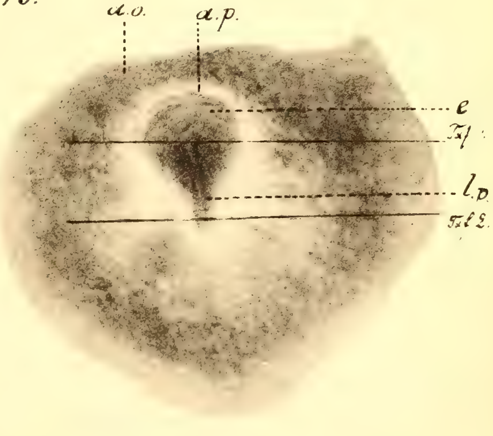
13.



14.



15.


a.o.
a.p.
e
Tf 1
l.p
Tf 2

6.

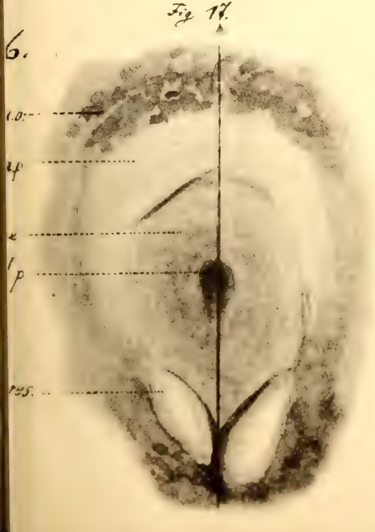
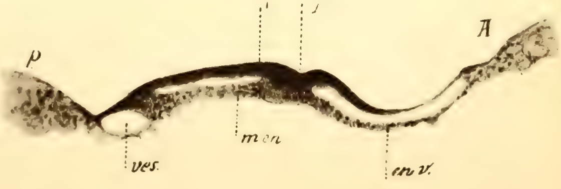


Fig. 17
a.o.
a.p
e
l.p
ves.

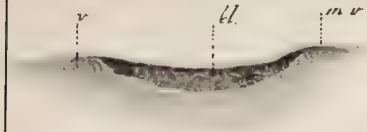
17.


p
ps.
l.p
A
men
ves.
en.v.

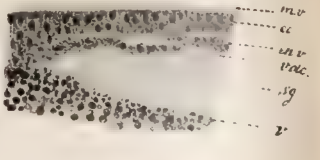
Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

nn in Leipzig.

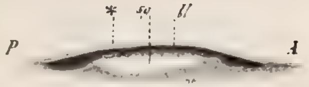
1.



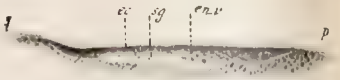
3.


m.v
ec
en v
vac.
sg
v

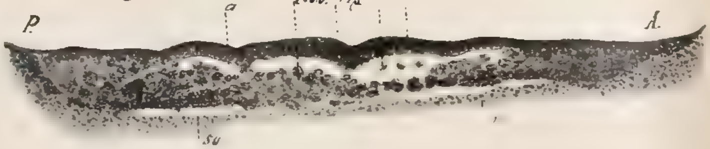
2.



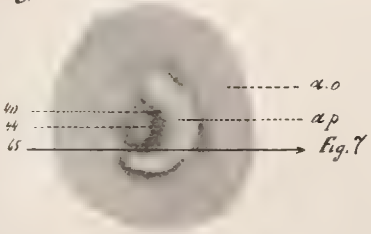
4



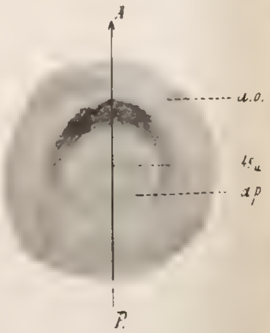
5.


P
a
en.v.
44a
m.
ec.
A.
sg

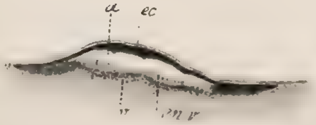
6.


a.o
a p
40
44
65
Fig. 7

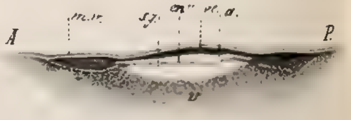
8.



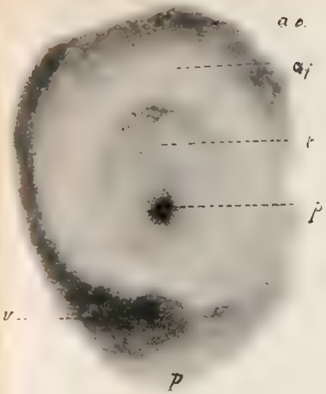
7.



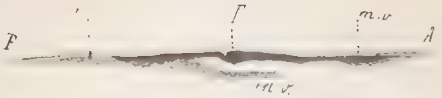
9.


A
m.v.
sg
en v
ve.a.
P
v

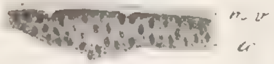
10.



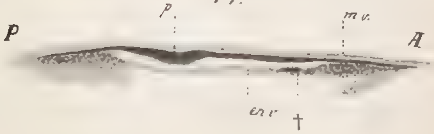
11.



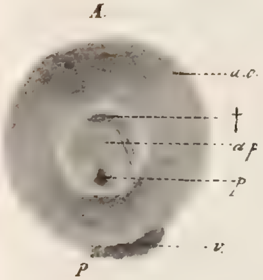
12.



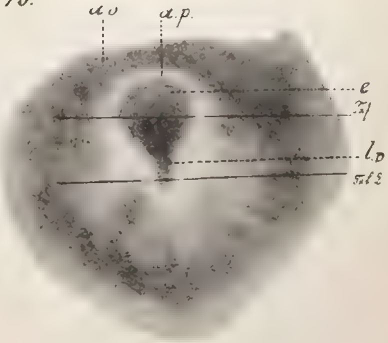
14.



13.



15.



16.

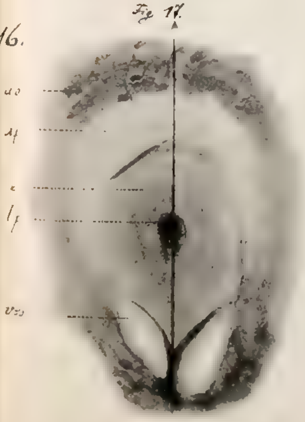
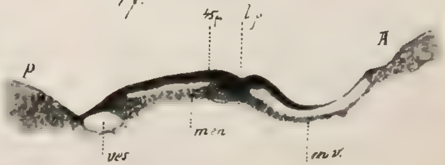


Fig 17.
a o
a f
e
l f
ves

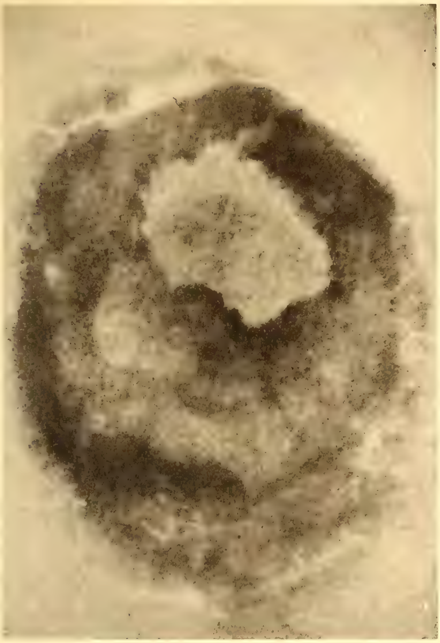
17.


45 p
l f
A
P
ves
men
m v.

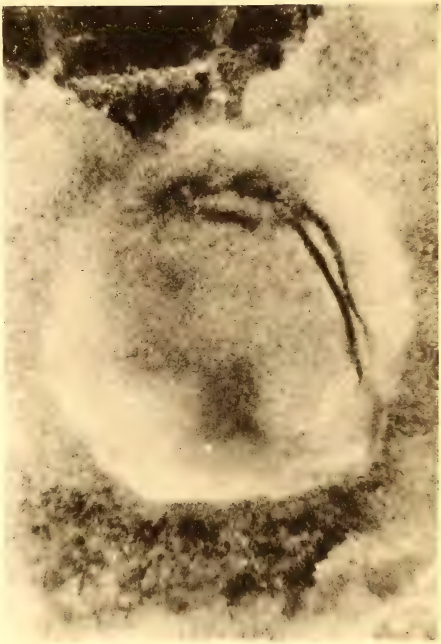
Verlag v. Wilhel ann in Leipzig.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

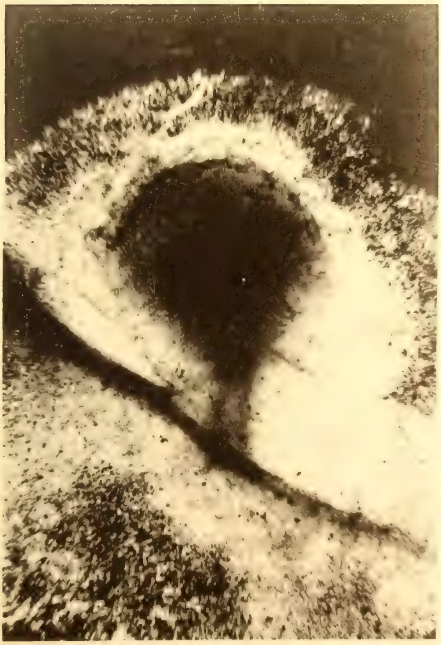
1.



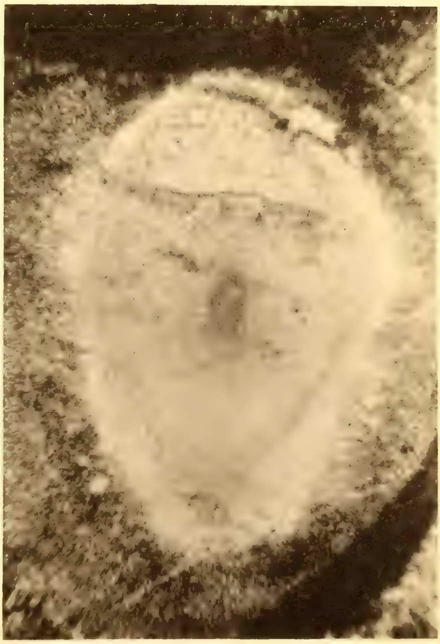
2.



3.



4.



Photogr. d. Zootom. Labor. Univ. Warschau. Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

Verlag v. **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Fig. 1.

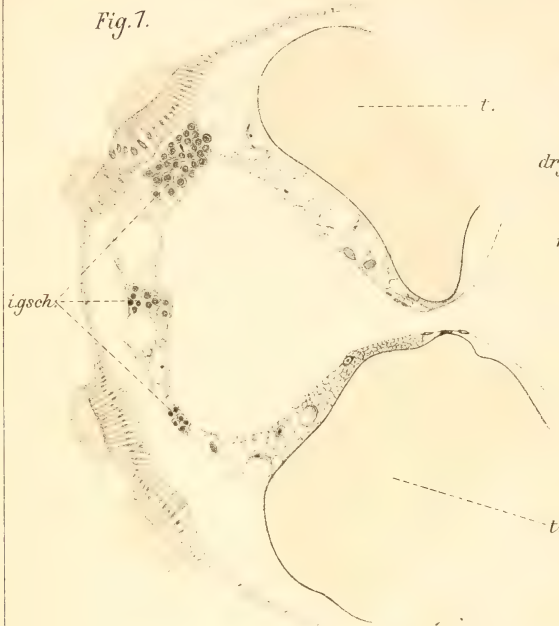


Fig. 2.

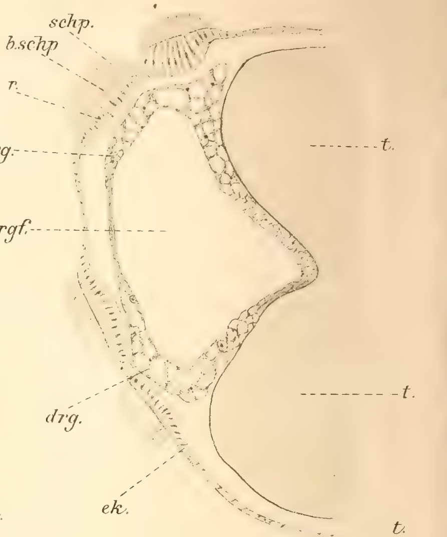

schp.
b.schp
r.
drg.
t.
rgf.
t.
drg.
ek.

Fig. 3.

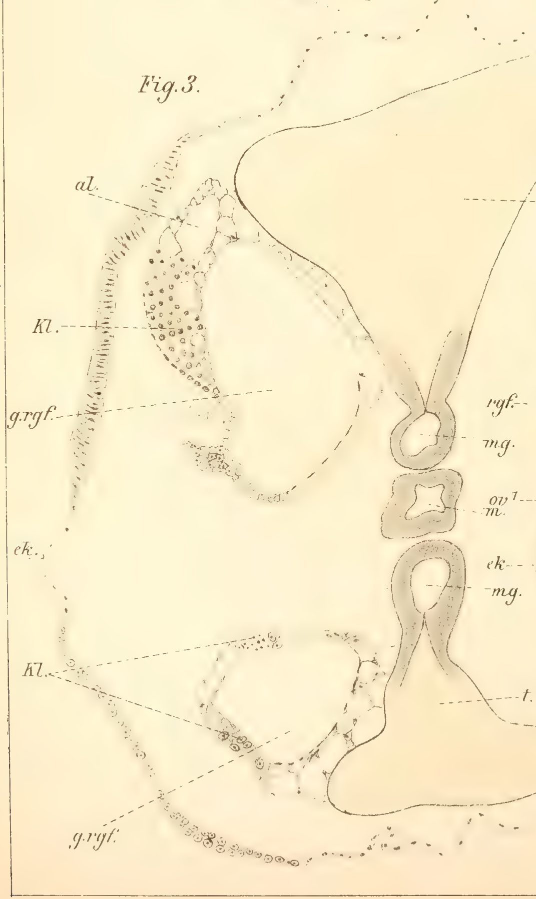
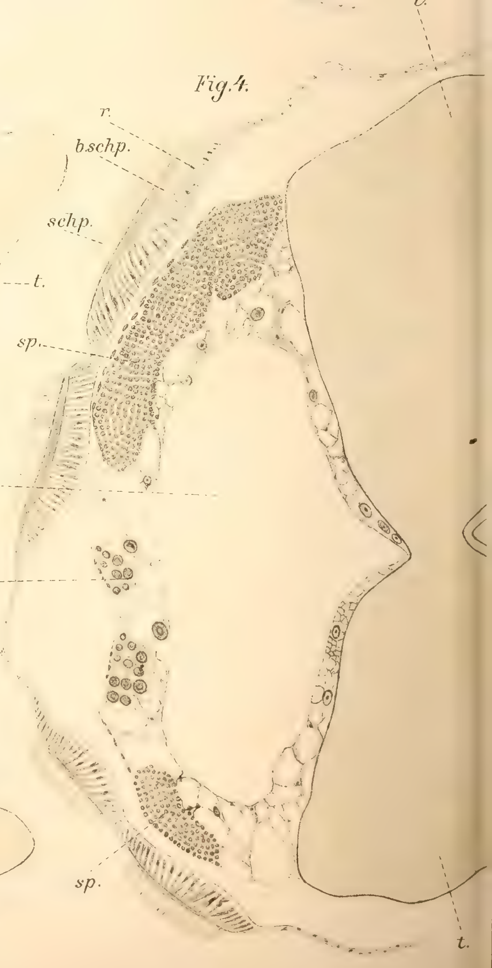

al.
t.
Kl.
g.rgf.
mg.
ov¹
m.
ek.
ek
mg.
Kl.
t.
g.rgf.

Fig. 4.


t.
r.
b.schp.
schp.
sp.
rgf.
sp.
t.

Girbe gez.

Verlag v. Wil

Fig. 5.

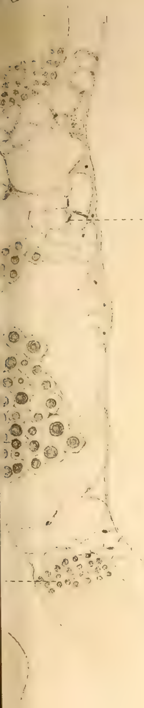


Fig. 7.

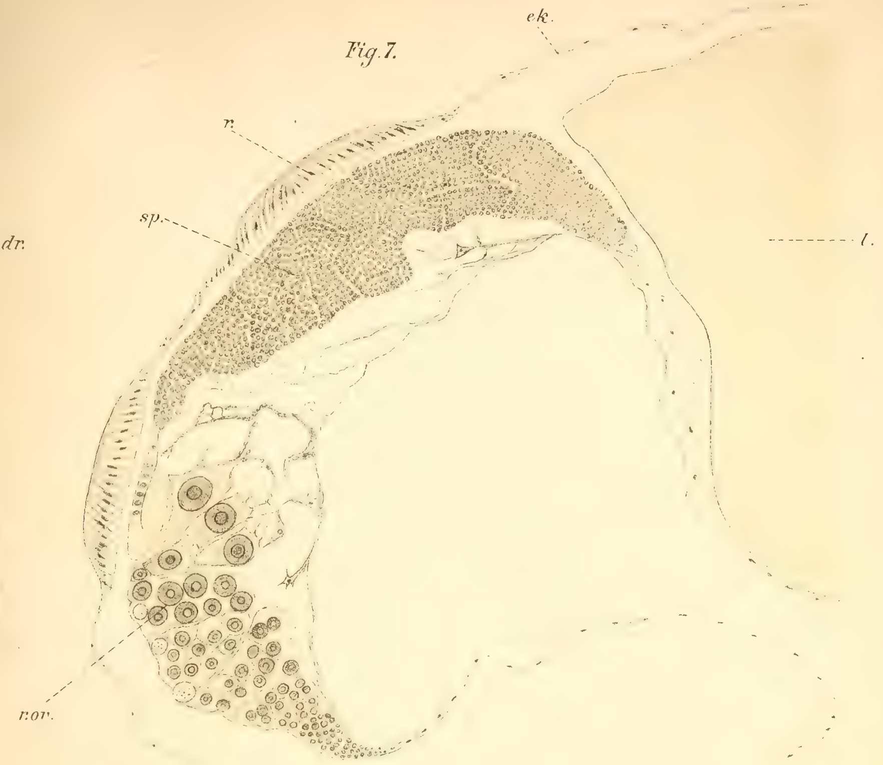


Fig. 6.

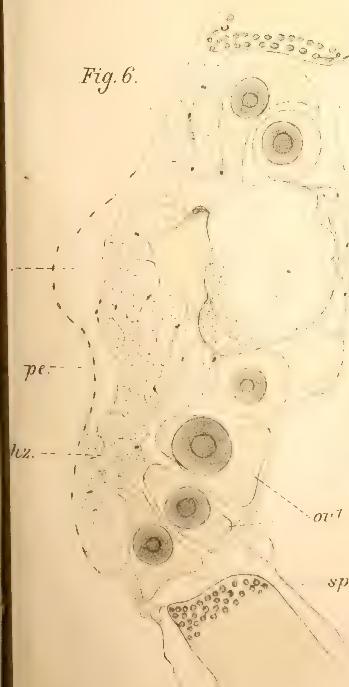
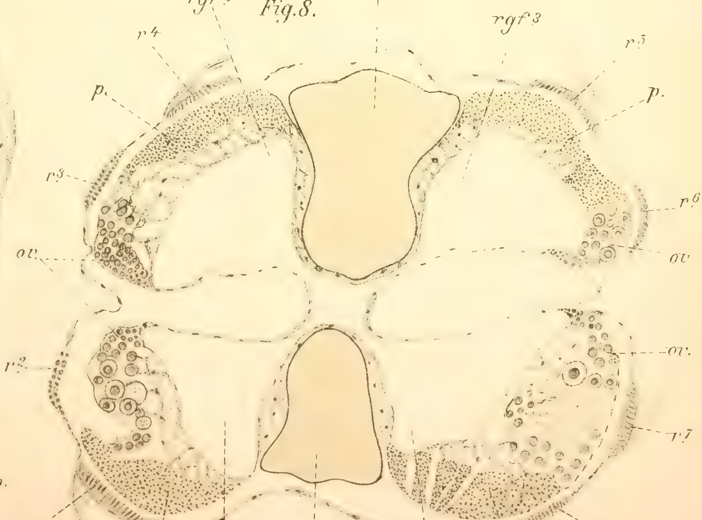

sp.
pe.
hz.
ov¹
sp.

Fig. 8.


t.
rgf²
rgf³
r⁴
r⁵
p.
p.
r³
r⁶
ov.
ov
ov.
r²
r⁷
r¹
r⁸
p.
rgf¹
t.
rgf⁴
p.

mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 1.

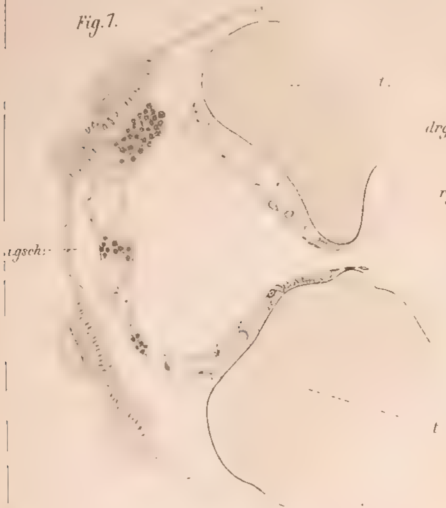


Fig 2.

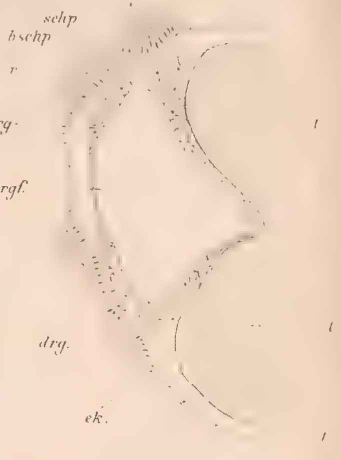

schp
bschp
r
drg
rgf.
t
drg.
ek.
t
t
t

Fig. 3.

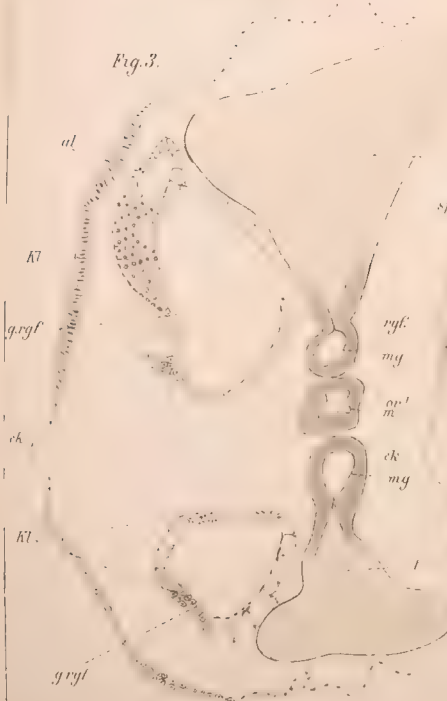

al
Kl
g.rgf
ek
Kl.
grgf
rgf.
mg
ov¹
m
ek
mg
t

Fig. 4.

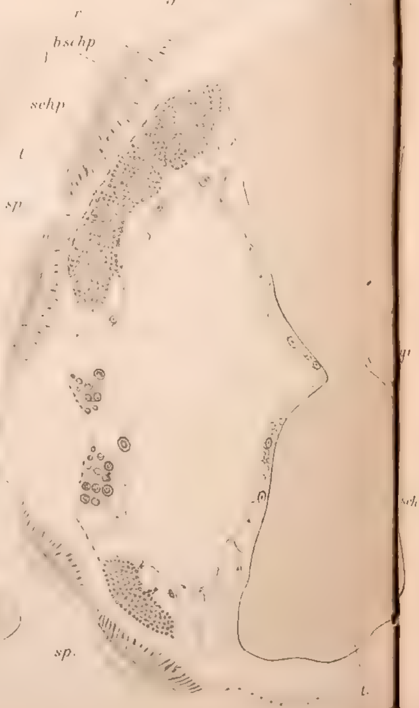

r
bschp
schp
t
sp
sp.
t.

Fig. 5.

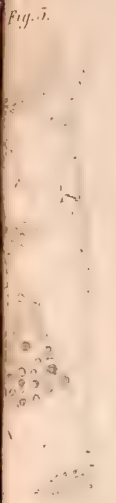


Fig 7.

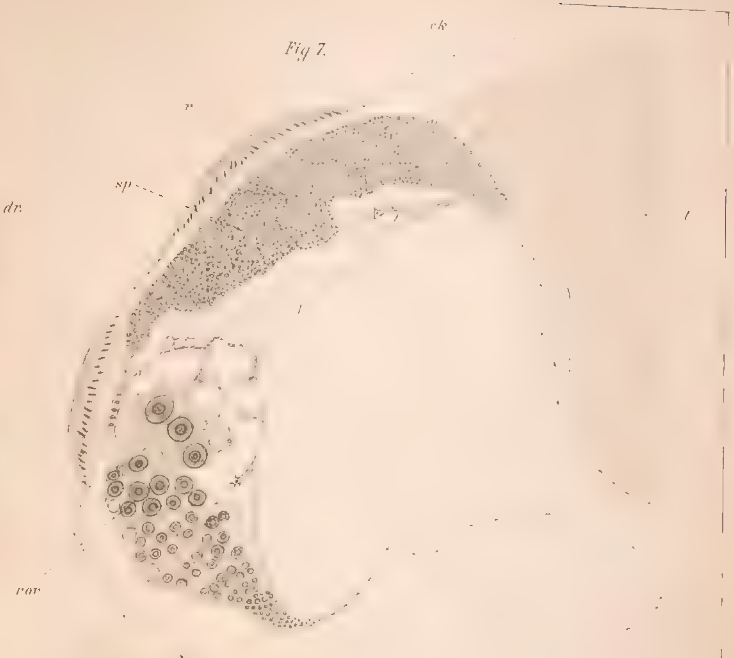


Fig 6.

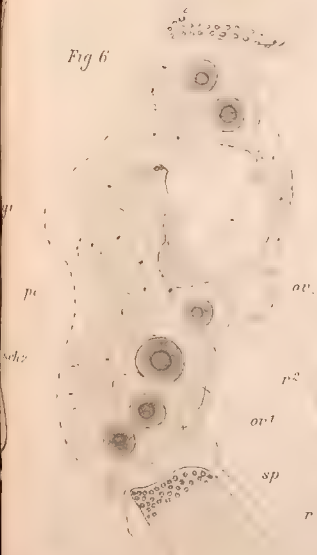
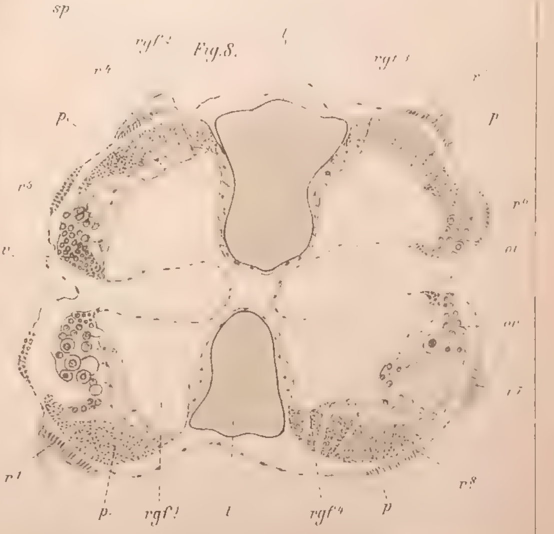

sp
p
pe
schr
ov.
ov¹
sp

Fig. 8.


rgf²
rgf³
t
r⁴
r
p.
p
r⁵
r⁶
ov
r²
ov
r⁷
r¹
r⁸
p.
rgf¹
t
rgf⁴
p

Verlag v Wilhe elmann in Leipzig

Fig. 9.

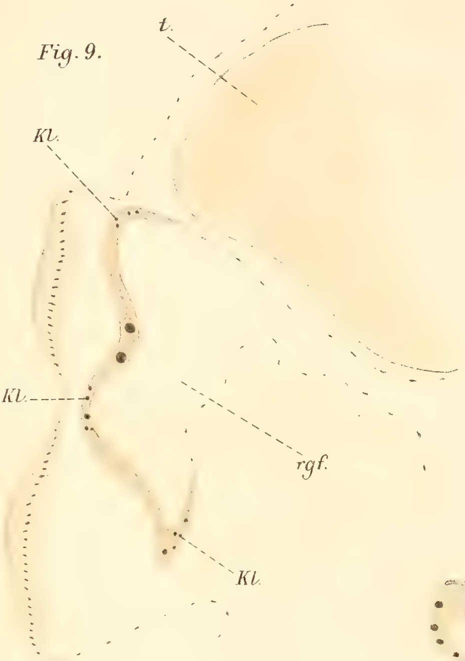

t.
Kl.
Kl.
rgf.
Kl.

Fig. 11.

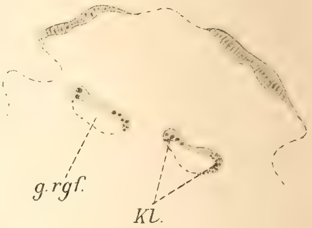


Fig. 12.

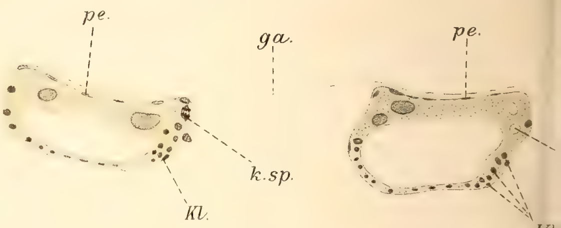

pe.
ga.
pe.
k.sp.
Kl.
Kl

Fig. 10.a

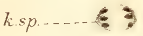


Fig. 13.

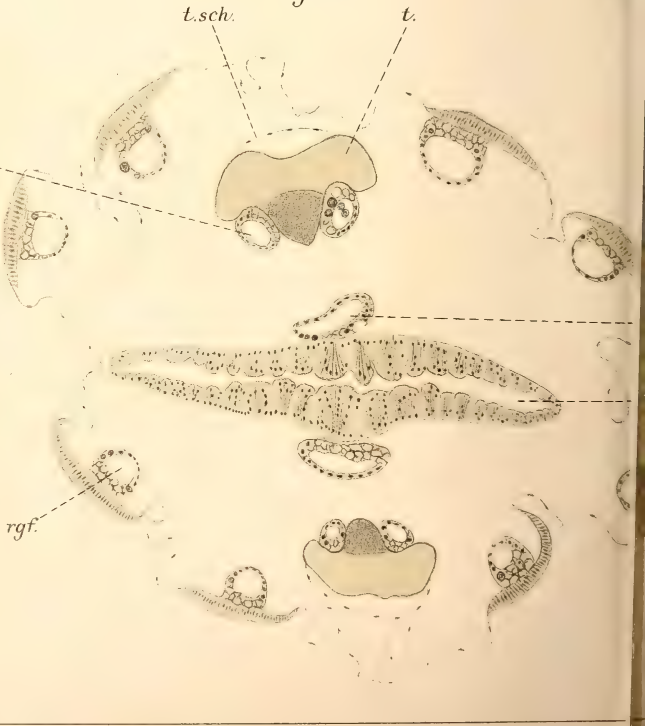
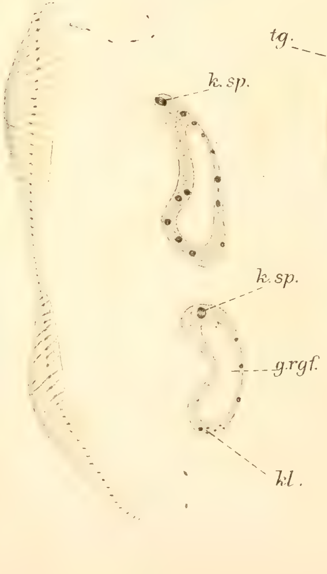

t.sch.
t.
tg.
rgf.

Fig. 10.


k.sp.
k.sp.
g.rgf.
kl.

Verlag v. W

Fig. 14.

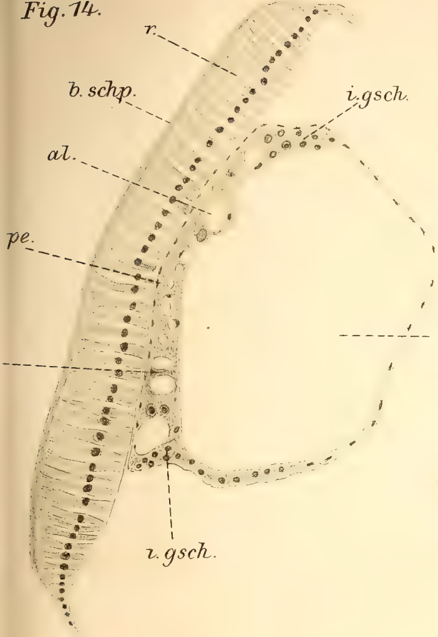

r.
b. schp.
i. gsch.
al.
pe.
rgf.
i. gsch.

Fig. 16.

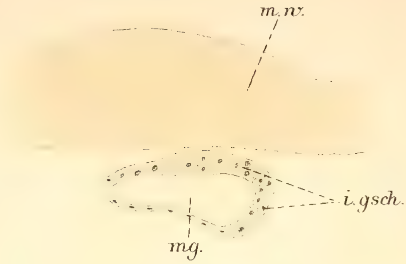

m. nv.
i. gsch.
mg.

Fig. 17.

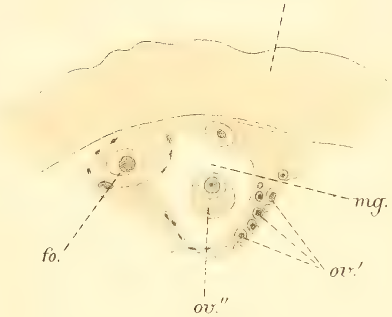

m. nv.
mg.
fo.
ov.'
ov.''

Fig. 15.

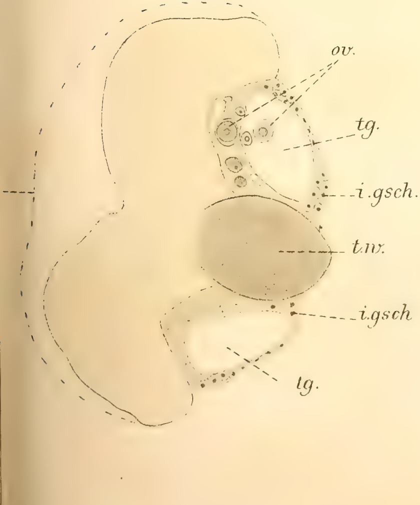
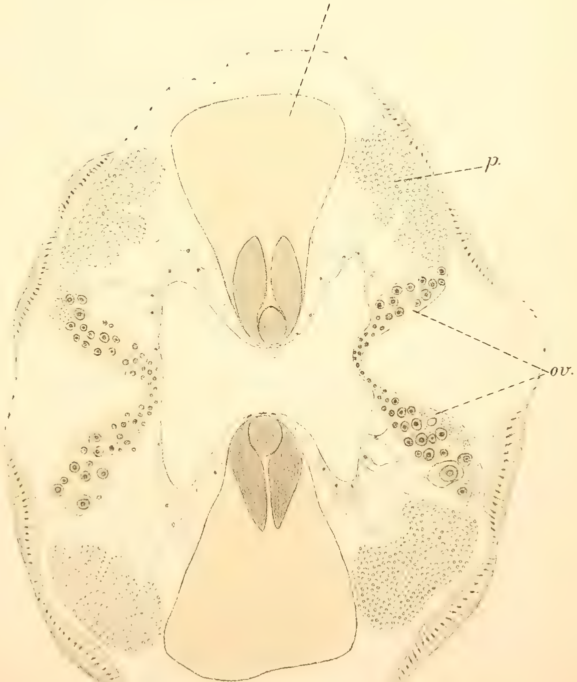

ov.
tg.
i. gsch.
t. nv.
i. gsch
tg.

Fig. 18.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 9.

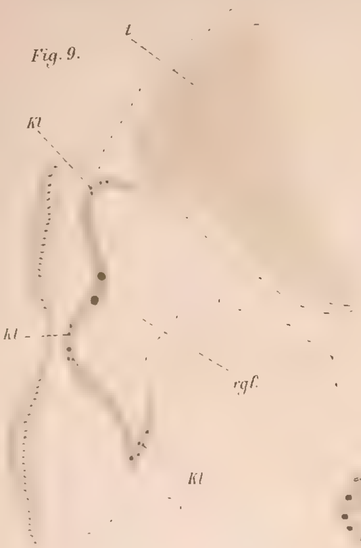

t
Kl
kl
rgf.
Kl

Fig. 11.

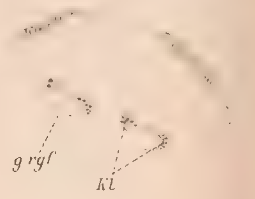


Fig. 12.

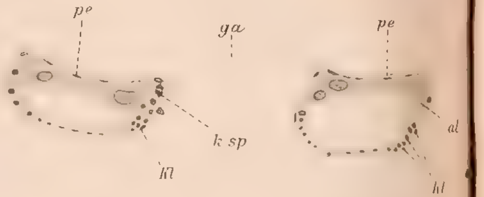

pe
ga
pe
k sp
Kl
al
kl

Fig. 10.a

Fig. 10

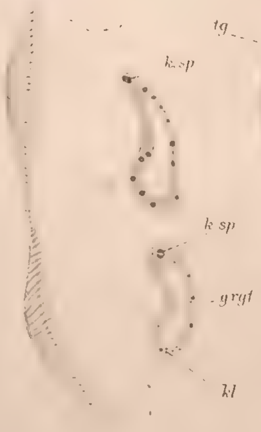

k sp
k sp
g rgt
kl

Fig. 13.

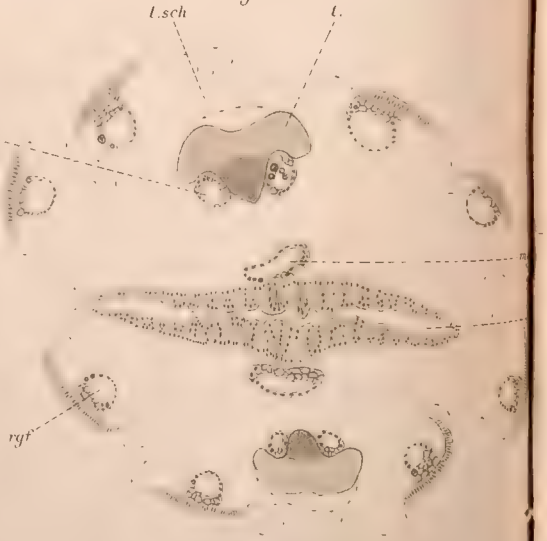

t.sch
t.
tg
m
rgf

Fig. 14.

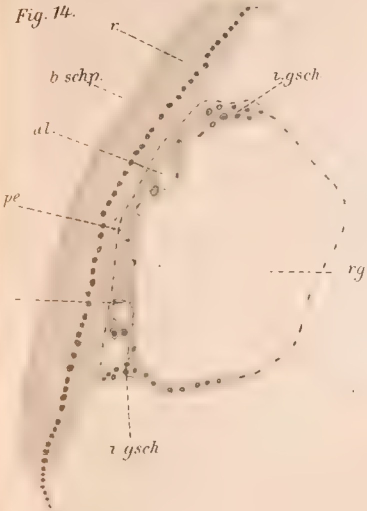

r.
b schp.
i.gsch
al.
pe
rgf
i gsch

Fig 16

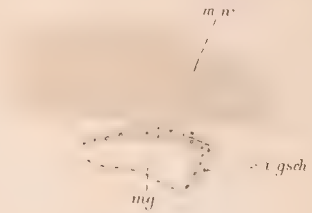


Fig. 17.

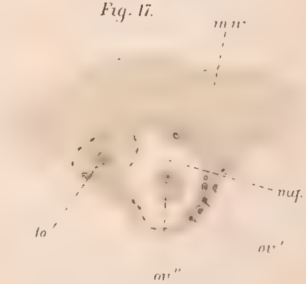

m w
mf.
lo'
ov'
ov''

Fig 18.

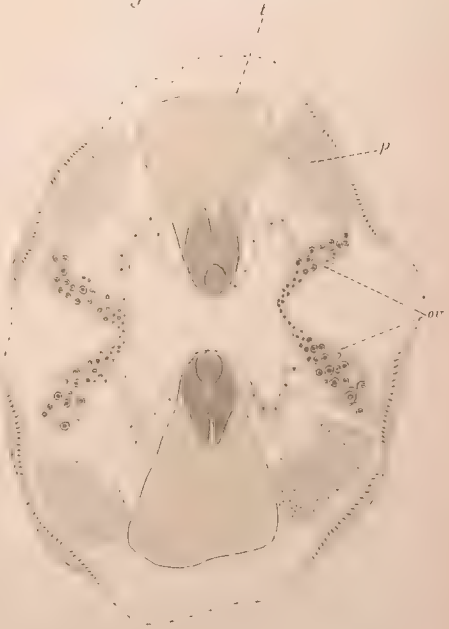
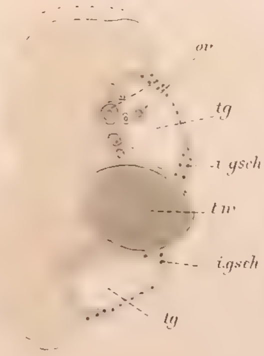


Fig. 15.


ov
tg
i gsch
tw
i.gsch
tg

Garbe gez.

Wilhel mann

Fig. 1.

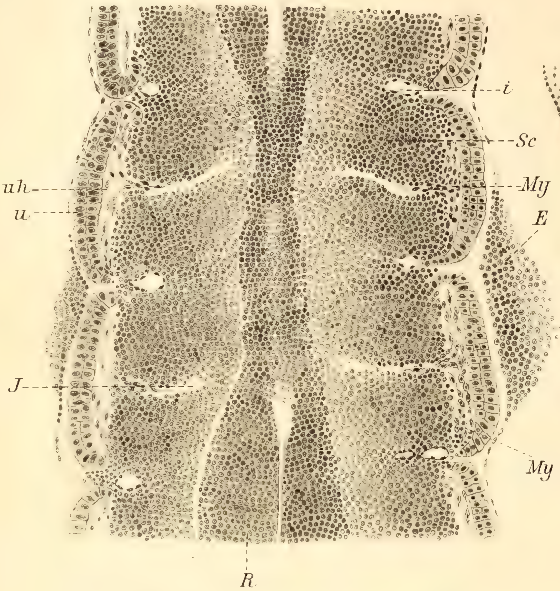

i
Sc
uh
My
u
E
J
My
R

Fig. 2.

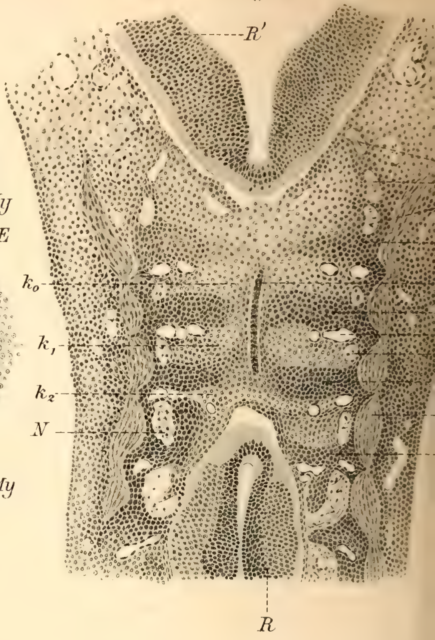


Fig. 3.

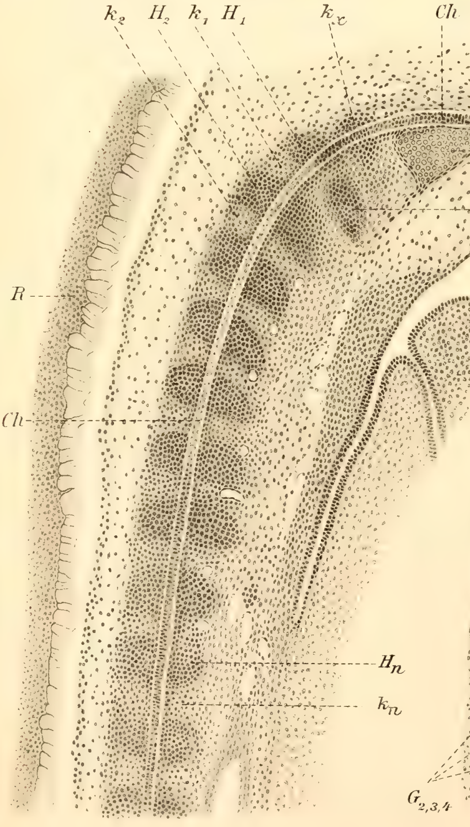
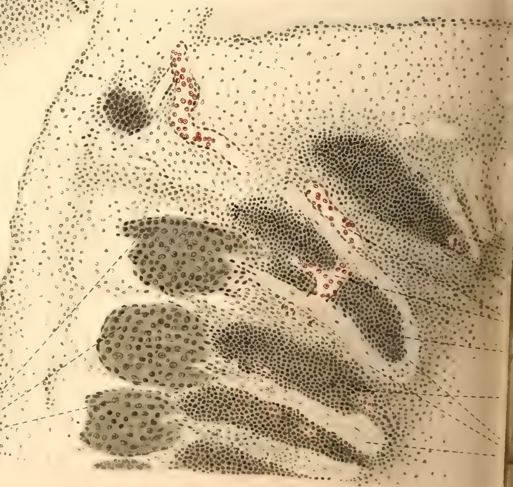

k_2
H_2
k_1
H_1
k_x
Ch
L
U
V_o
V_1
Ph
R
Ch
H_n
k_n

Fig. 4.



Verlag v W

Fig. 5.

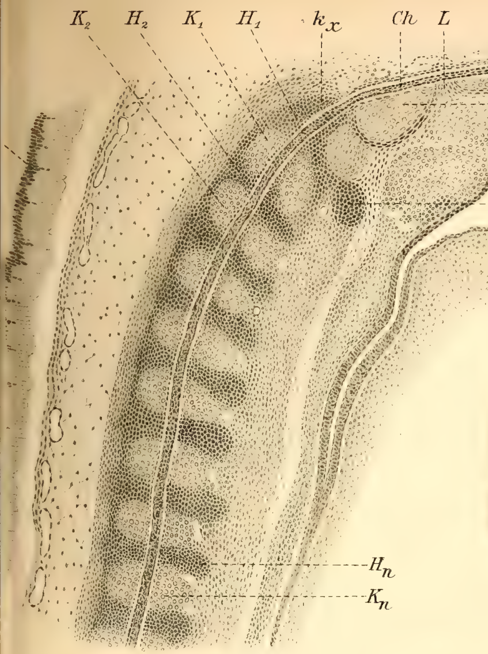

K₂
H₂
K₁
H₁
kx
Ch
L
U
V₀
Ph
V₁
Hn
Kn

Fig. 9.

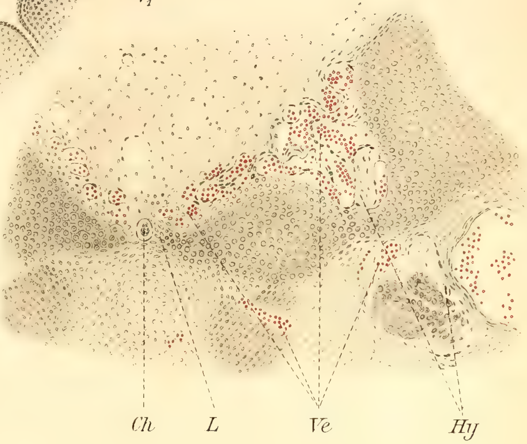


Fig. 8.

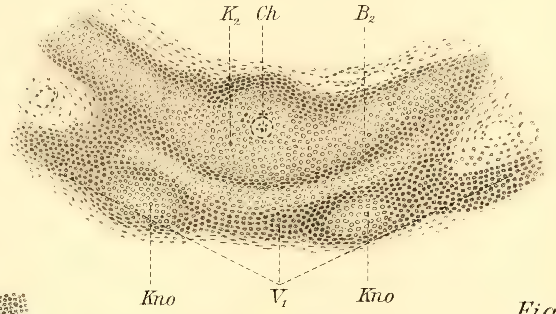

K₂
Ch
B₂
Kno
V₁
Kno

Fig. 6.

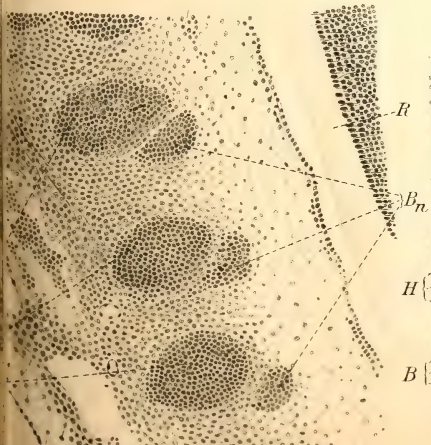
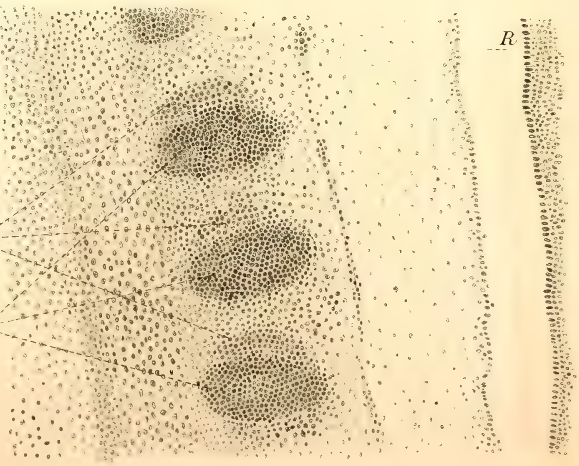


Fig. 7.



nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 1.

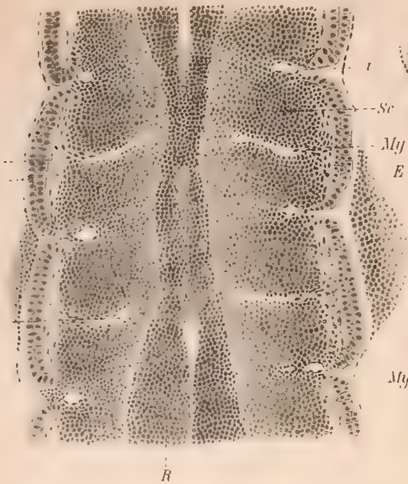

t
Sc
My
E
uh
u
J
My
R

Fig. 2.

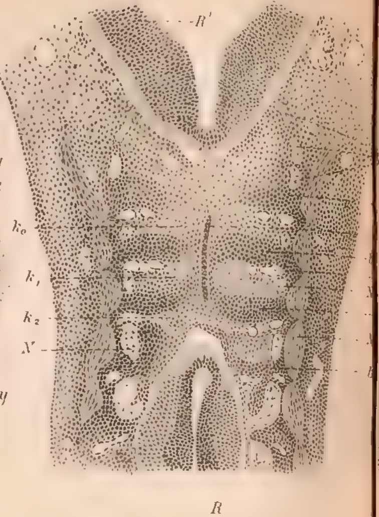


Fig. 5.

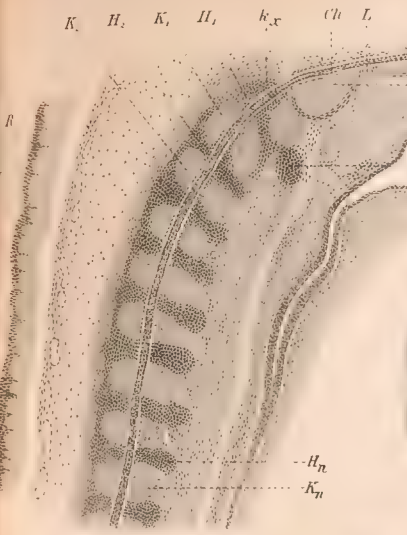

K2
H2
K1
H1
kx
Ch
L
V
V0
Ph
V1
R
Hn
Kn

Fig. 9.

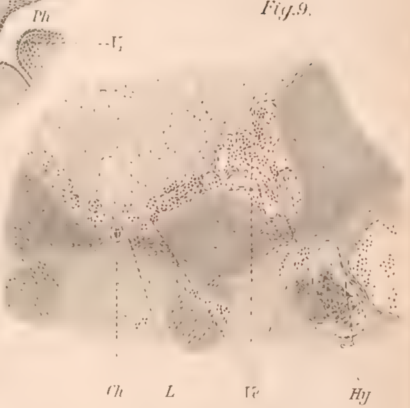


Fig. 3.

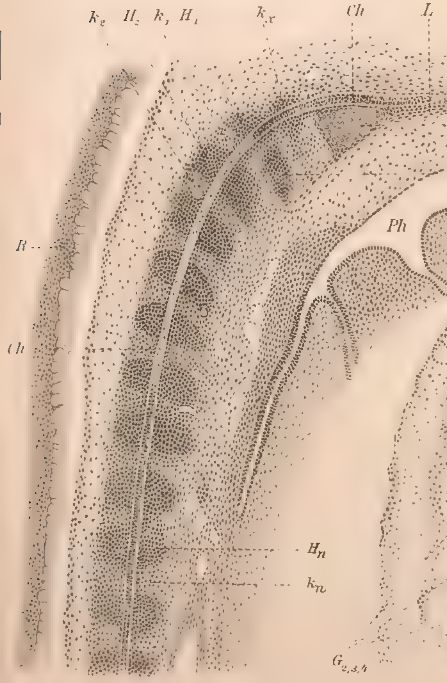

k2
H2
k1
H1
kx
Ch
L
V
V0
V1
Ph
R
Ch
Hn
kn

Fig. 8.

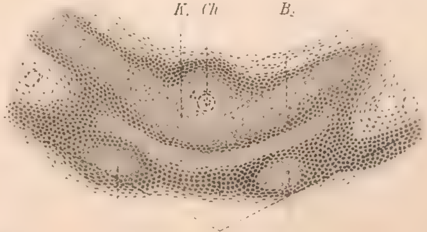

K1
Ch
B2
Kno
V1
Kno

Fig. 4.

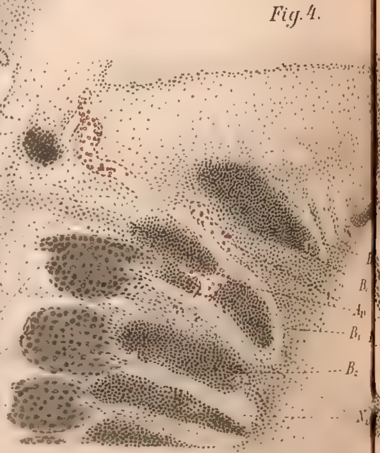

G2,3,4
B
B1
Ap
B1
B2
N

Fig. 6.

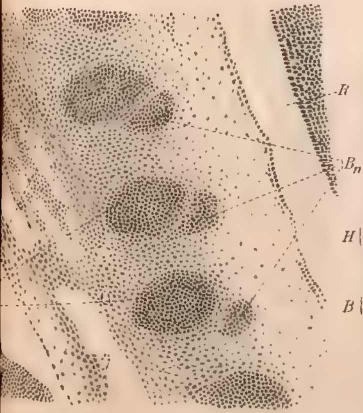
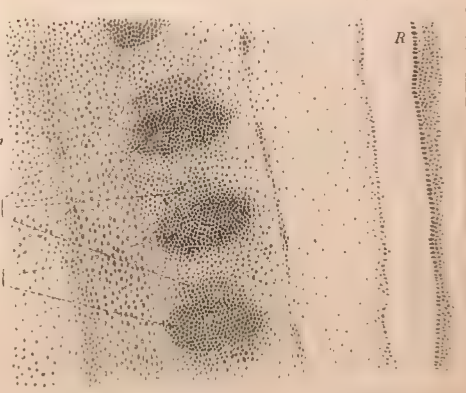


Fig. 7.



Verlag v Wilhel mann in Leipzig.

Lith. Anst. v E. A. Funke Leipzig.

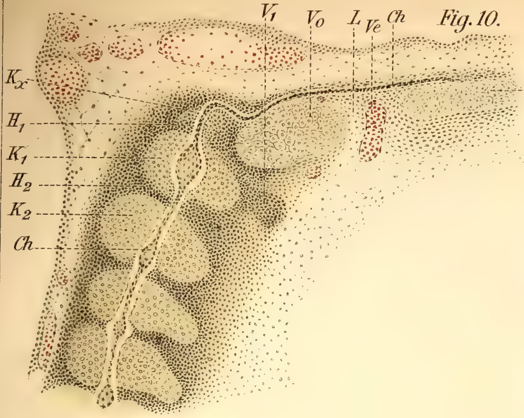


Fig. 10.
V_1
V_0
L
Ve
Ch
K_x
U
H_1
K_1
H_2
K_2
Ch

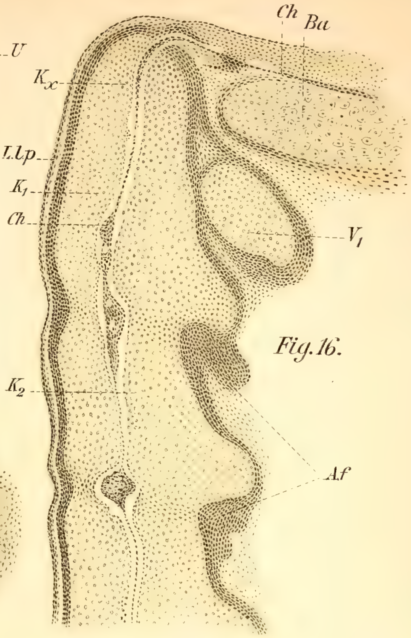


Fig. 16.
Ch
Ba
K_x
Llp
K_1
Ch
V_1
K_2
Af

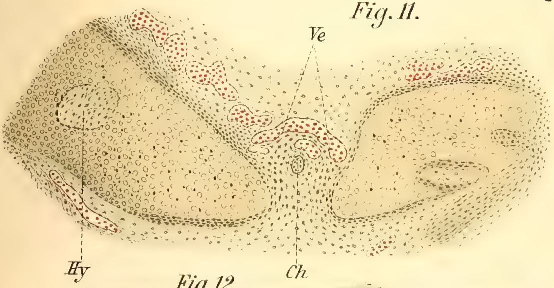


Fig. 11.

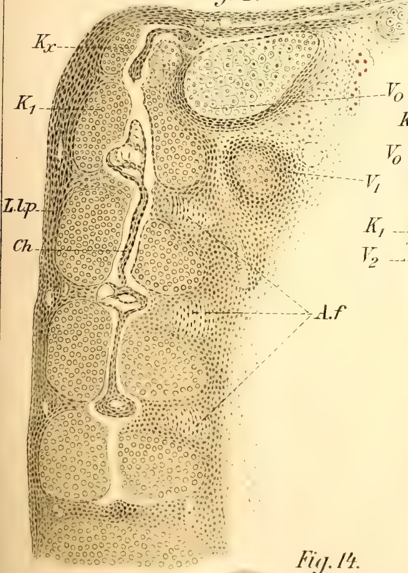


Fig. 12.
K_x
K_1
Llp
Ch
V_0
V_1
$A.f$

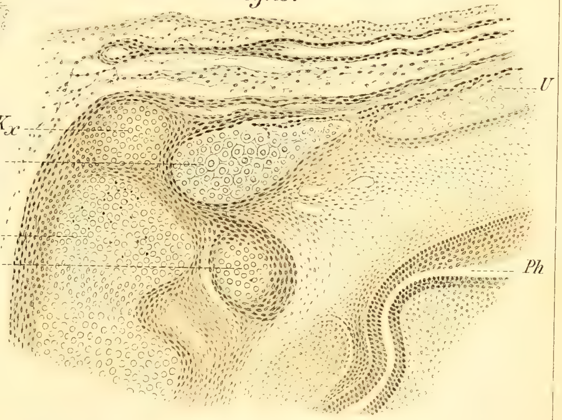


Fig. 13.
U
K_x
V_0
K_1
V_2
Ph

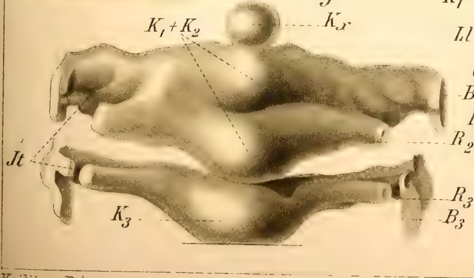


Fig. 14.
K_1+K_2
K_x
B_2
R_2
Jt
R_3
K_3
B_3

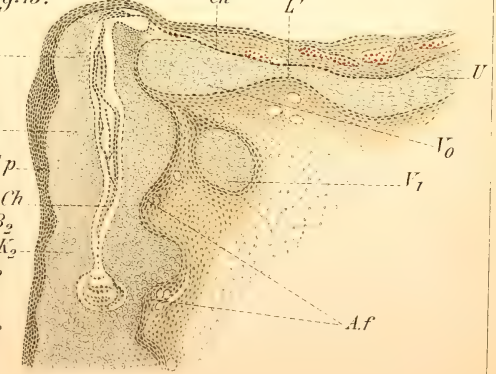


Fig. 15.
Ch
L'
K_x
U
K_1
V_0
Llp
V_1
Ch
K_2
$A.f$

Keilitz u. Benesy gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 1.

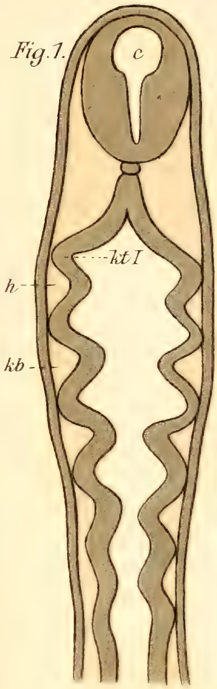


Fig. 2.

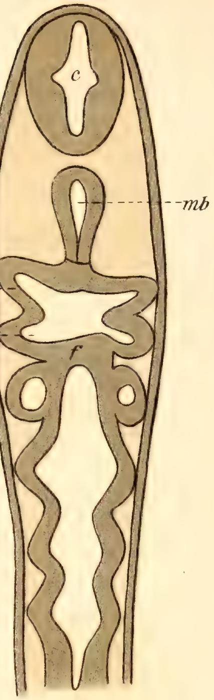

c
mb
kt I
kt II
f

Fig. 3.

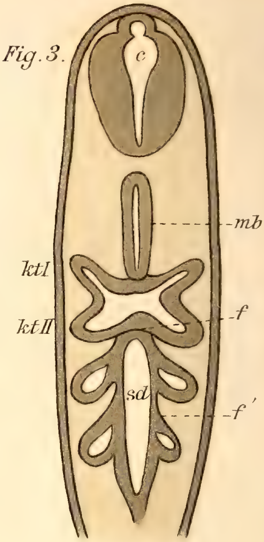

c
mb
kt I
kt II
f
sd
f'

Fig. 4.

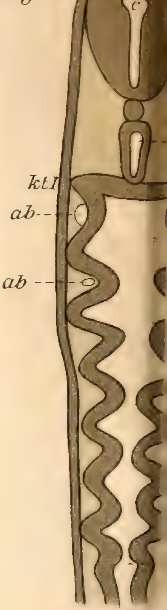


Fig. 11.

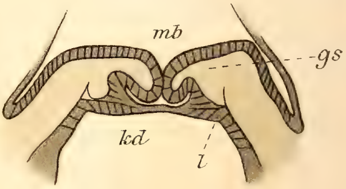


Fig. 13.

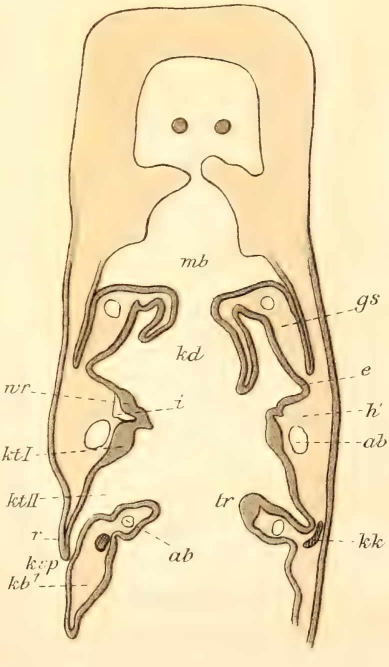

mb
gs
kd
e
wr
i
h'
kt I
ab
kt II
tr
r
ab
kk
ksp
kb'

Fig. 14.

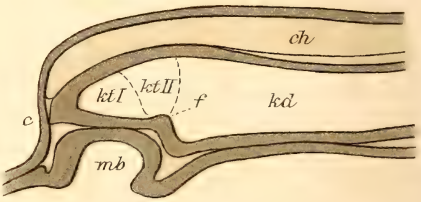
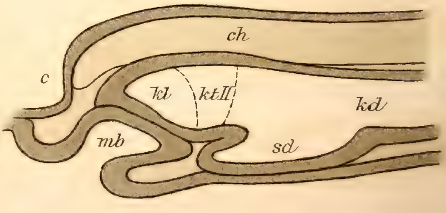

ch
kt I
kt II
f
kd
c
mb

Fig. 15.


ch
c
kl
kt II
kd
mb
sd

A. Götte gez.

5.

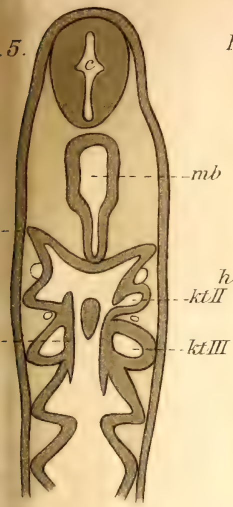

c
mb
ktII
ktIII

Fig. 6.

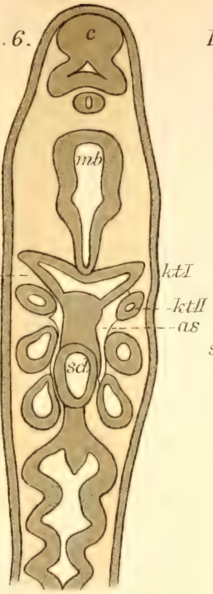

c
mb
h
ktI
ktII
as
sd

Fig. 7.

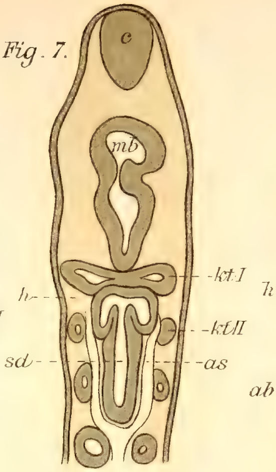

c
mb
ktI
h
ktII
sd
as

Fig. 9.

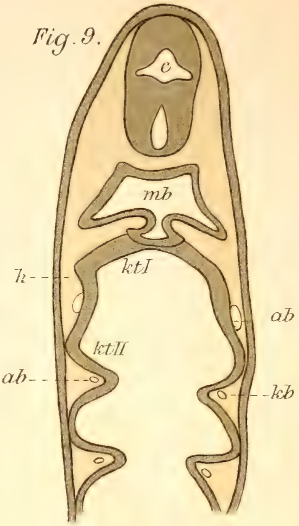

c
mb
h
ktI
ab
ktII
ab
kb

Fig. 12.

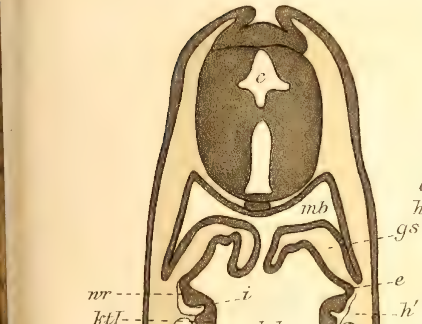

c
mb
gs
wr
i
e
ktI
h'
kd
kv
ab
ktII
kk

Fig. 10.

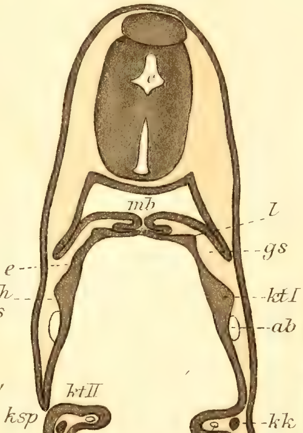

c
mb
l
gs
e
h
ktI
ab
ktII
ksp
kk
ab
ktIII

Fig. 8.

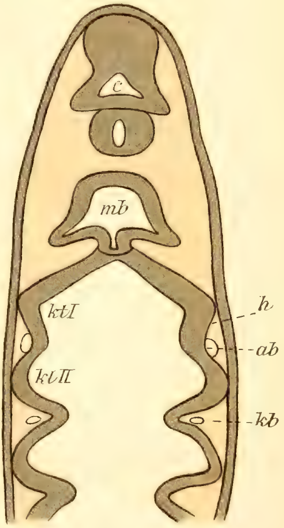

c
mb
ktI
h
ab
ktII
kb

Fig. 16.

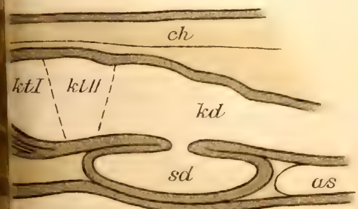
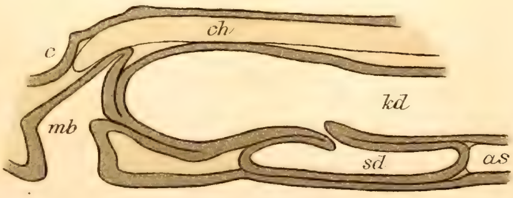

ch
ktI
ktII
kd
sd
as

Fig. 17.


ch
c
kd
mb
sd
as

in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 1.

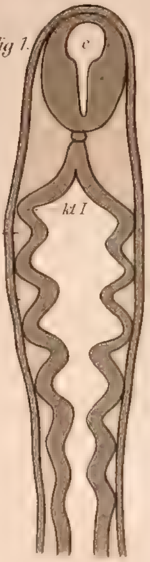


Fig. 2.

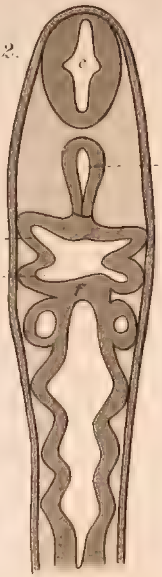

e
mb
kt I
kt II
f

Fig. 3.

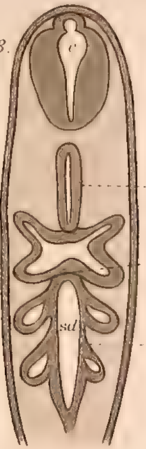

e
mb
kt I
kt II
f
sd
f'

Fig. 4.

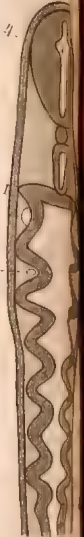


Fig. 5.

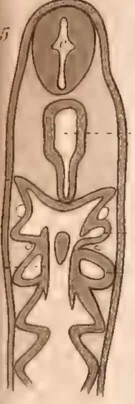

e
mb
h
kt II
kt III

Fig. 6.

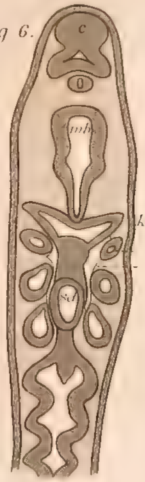

e
mb
kt I
kt II
as
sd

Fig. 7.

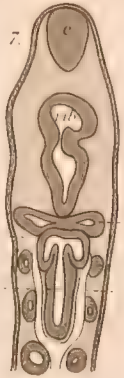

e
mb
kt I
h
kt II
sd.
as
h
ab

Fig. 9.

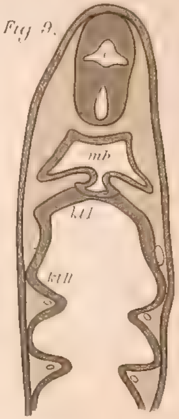

mb
kt I
kt II
ab
kb

Fig. 11.

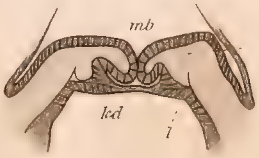


Fig. 13.

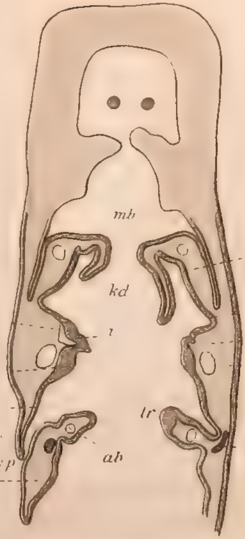

mb
gs
kd
e
nr
i
h'
kt I
ab
kt II
tr
r
ab
kk
ksp
kb'

Fig. 14.

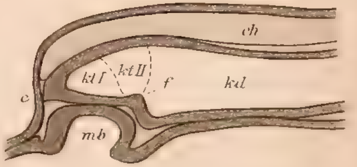

ch
c
kt I
kt II
f
kd
mb

Fig. 15.

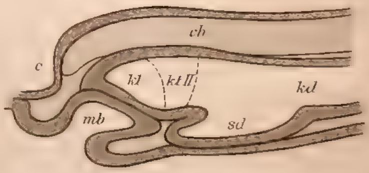

ch
c
kt I
kt II
kd
mb
sd

Fig. 12.

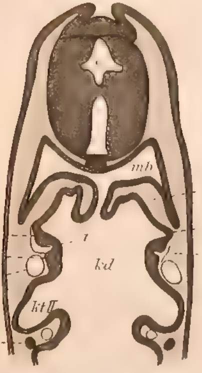

mb
gs
e
nr
i
h'
kt I
ab
kd
kt II
kk

Fig. 10.

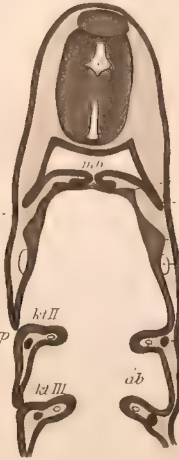

mb
l
gs
e
h
kt I
ab
kt II
ksp
kk
ab
kt III

Fig. 8.

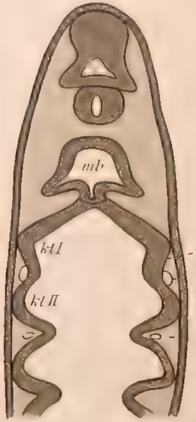

mb
kt I
h
ab
kt II
kb

Fig. 16.

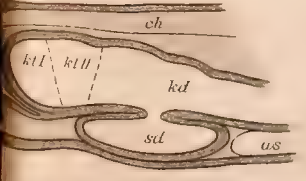

ch
kt I
kt II
kd
sd
as

Fig. 17.

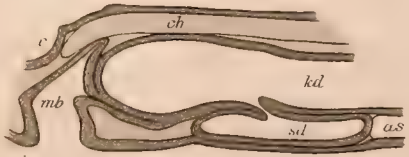

ch
c
kd
mb
sd
as

Fig. 20.

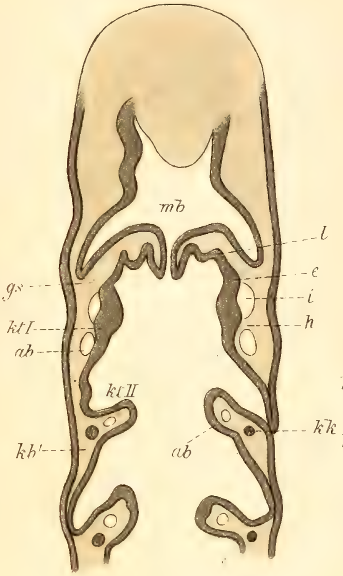

mb
l
gs
e
i
ktI
h
ab
ktII
kk
kb'
ab

Fig. 21.

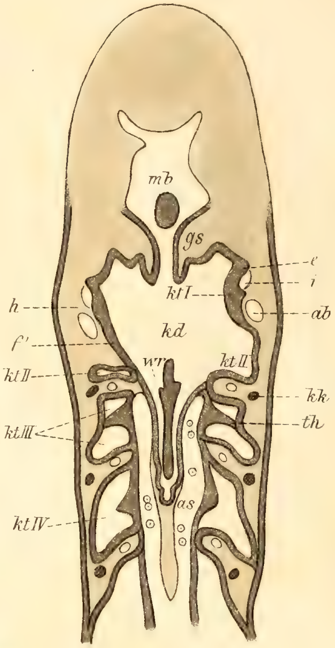

mb
gs
e
i
ktI
h
ab
f'
kd
wr
ktII
ktII
kk
ktIII
th
as
ktIV

Fig. 22.

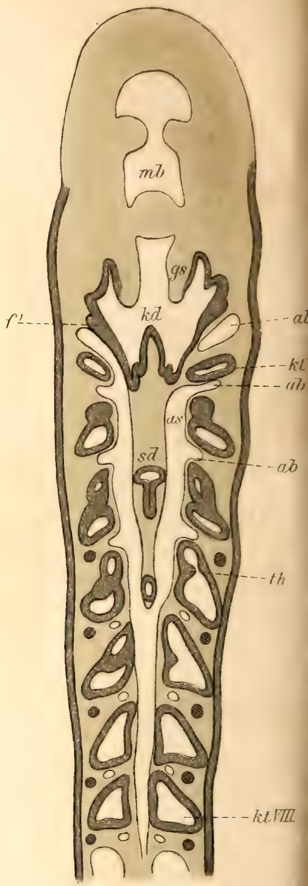

mb
gs
f'
kd
ab
ktII
ab
as
sd
ab
th
ktVIII

Fig. 23.

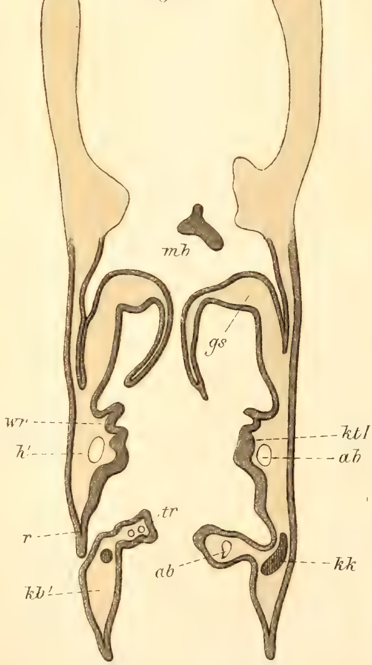

mb
gs
wr
h'
ktI
ab
tr
r
ab
kk
kb'

Fig. 24.

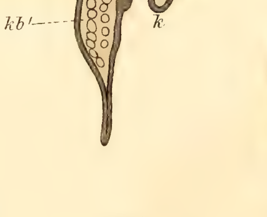

th
v
k
ka
kv
kk
kb'
k

Fig. 37.

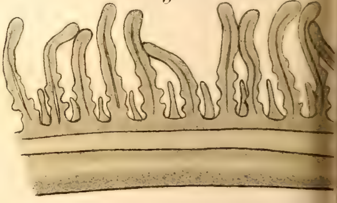


Fig. 26.

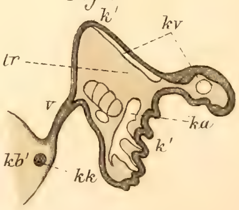
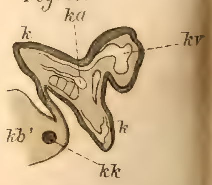

k'
kv
tr
v
ka
k'
kb'
kk

Fig. 25.


ka
k
kv
k
kb'
kk

A. Götte gez.

Fig. 30.

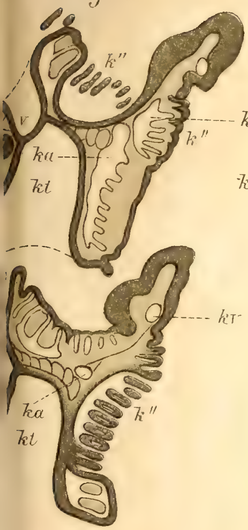

k''
kv
k''
v
ka
kt
kv
ka
kt
k''

Fig. 31.

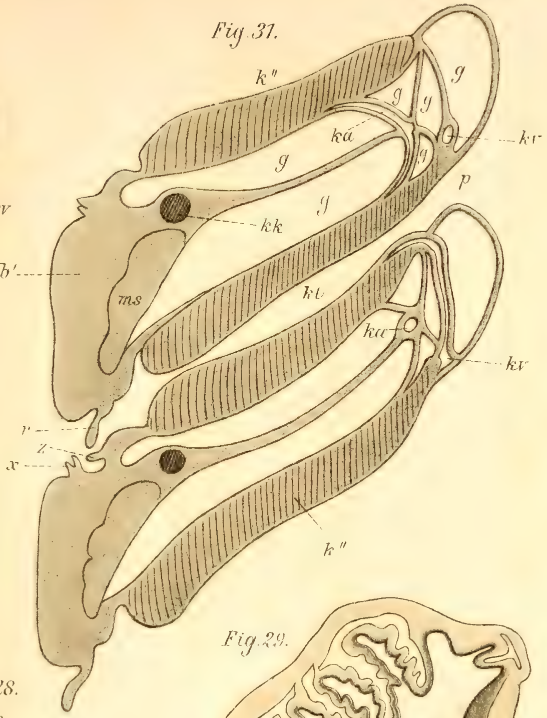

k''
g
g
g
ka
kv
g
g
g
p
kk
kb'
ms
kt
ka
kv
r
z
x
k''

Fig. 32.

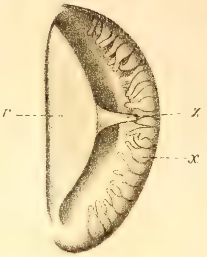


Fig. 33.

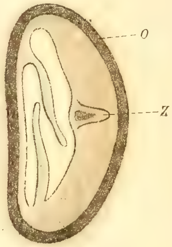
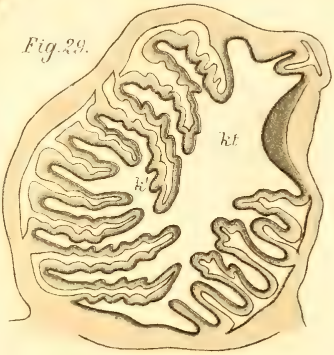


Fig. 29.



g. 27.

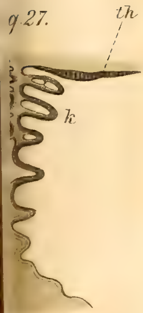


Fig. 28.

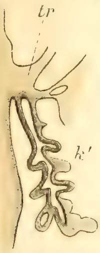


Fig. 36.

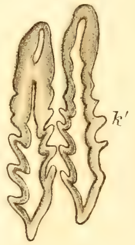


Fig. 35.

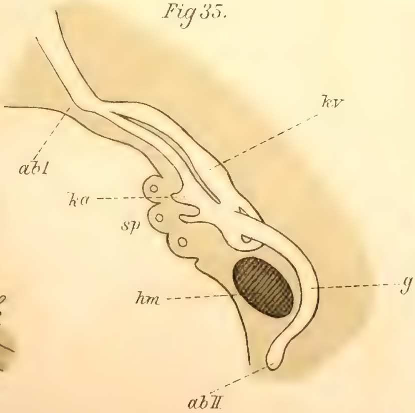

kv
ab I
ka
sp
hm
g
ab II

Fig. 38.

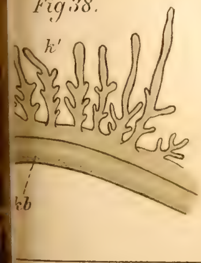
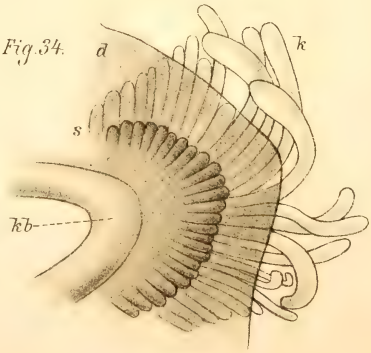


Fig. 34.



n b. Leipzig

Lith. Anst. v. F. A. Funke Leipzig.

Fig. 20.

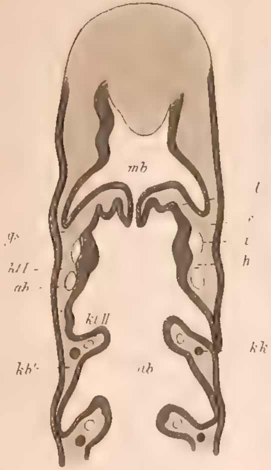

mb
l
i
i
h
gs
ktI
ab
ktII
ab
kb'
kk

Fig. 21.

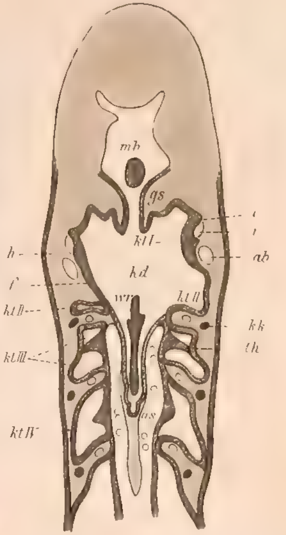

mb
gs
ktI
hd
h
f'
ktII
ktIII
wr
ktII
kk
th
ab
as
ktIV

Fig. 22.

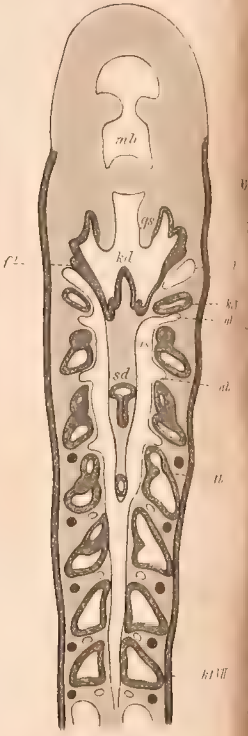

mb
gs
f¹
hd
kt
d
sd
al
tl
ktVII

Fig. 23.

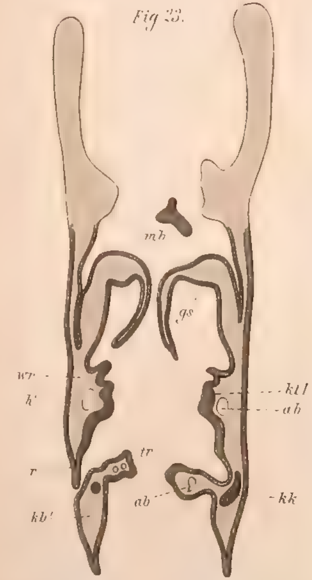

mb
gs
wr
h'
ktI
ab
tr
r
kb'
ab
kk

Fig. 24.

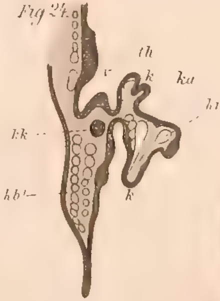

th
v
k
ka
kr
kk
kb'
k

Fig. 37.

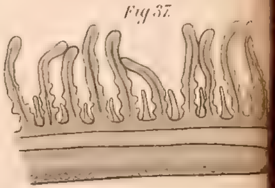


Fig. 26.

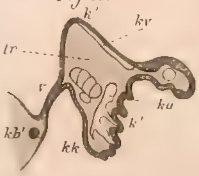

k'
kv
tr
v
ka
k'
kb'
kk

Fig. 25.

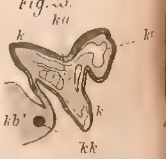

k
ka
kv
kb'
k
kk

Fig. 30.

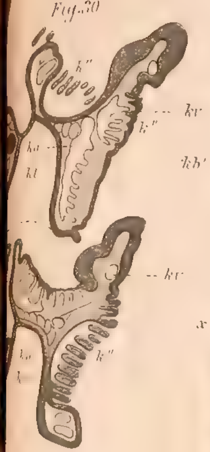

k''
kv
k''
kb'
ka
kt
kv
ko
k''

Fig. 31.

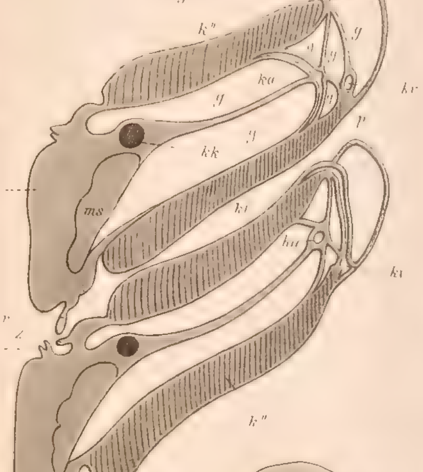

k''
g
ka
g
kv
p
kk
kb'
ms
kt
ku
ka
r
x
k''

Fig. 32.

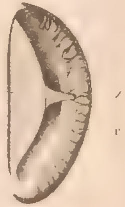


Fig. 33.

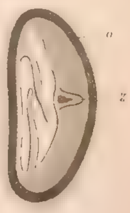


Fig. 29.

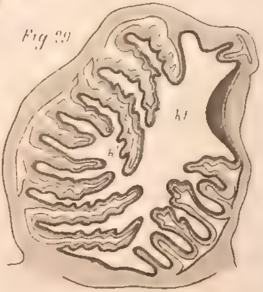


Fig. 36.

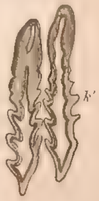


Fig. 27.

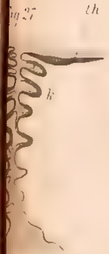


Fig. 28.

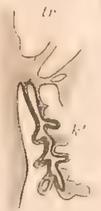


Fig. 38.

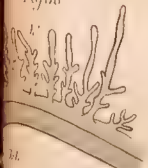


Fig. 35.

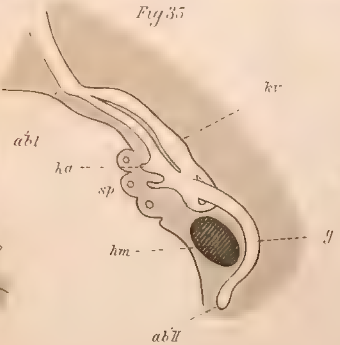

kv
abI
ka
sp
hm
g
abII

Fig. 34.

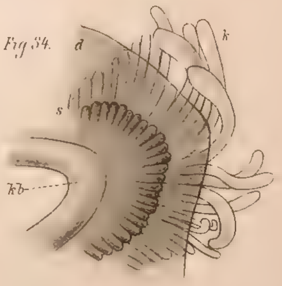


Fig. 39.

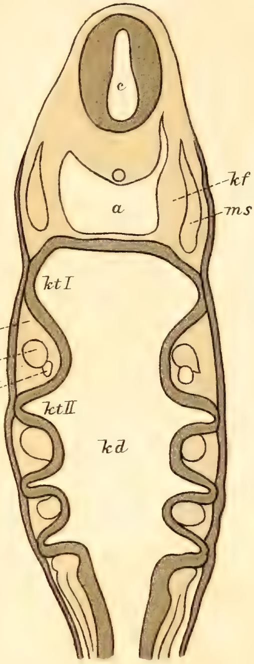
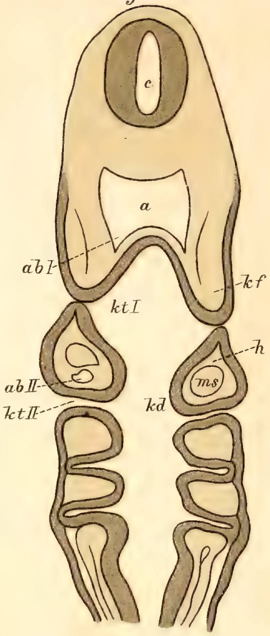

c
a
kf
ms
kt I
h
ms
ab II
kt II
kd

Fig. 40.


c
a
ab I
kf
kt I
h
ms
ab II
kt II
kd

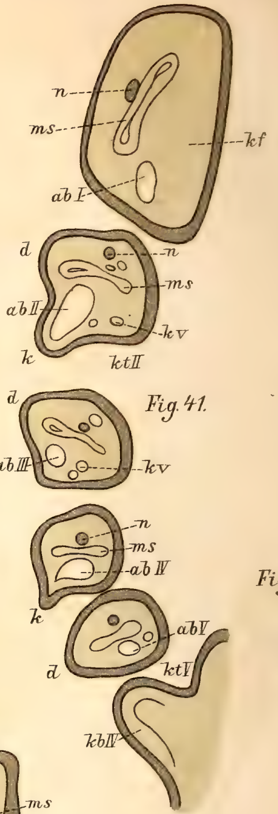
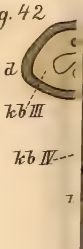

n
ms
kf
ab I
d
n
ms
ab II
kv
k
kt II
d
ab III
kv
n
ms
ab IV
k
ab V
d
kt V
kb IV

Fig. 41.

Fig. 42


d
kb III
kb IV

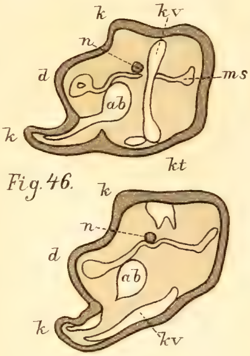
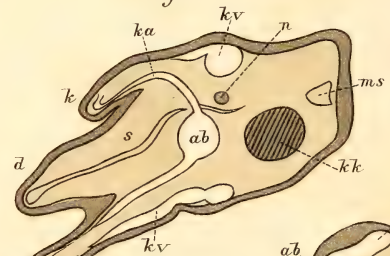

k
kv
n
d
ms
ab
k
kt
k
n
d
ab
k
kv

Fig. 46.

Fig. 47.


ka
kv
n
k
ms
s
ab
kk
d
kv
k

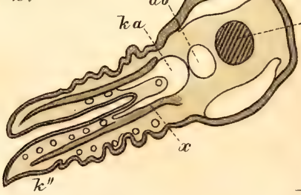

o
ab
ka
kk
k″
x
k″

Fig. 63.

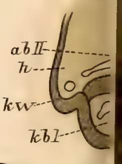

ab II
h
kw
kb I

Fig. 61.

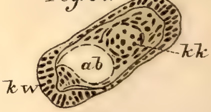


Fig. 48.

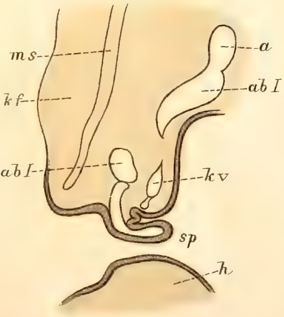

ms
a
kf
ab I
ab I
kv
sp
h

Fig. 49.

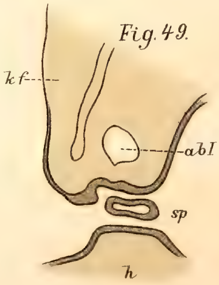
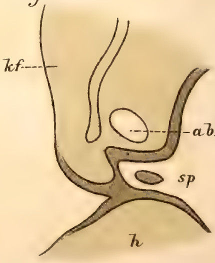


Fig. 50.



A. Götte gez

45.

Fig. 58.

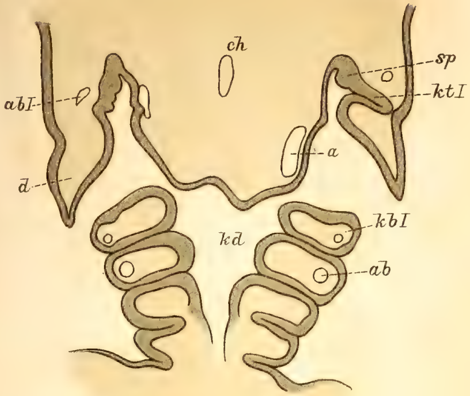
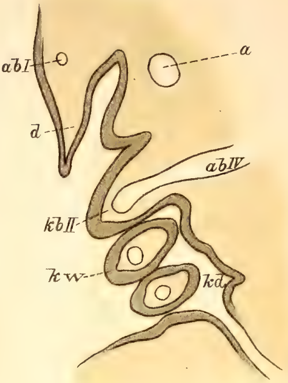

ch
sp
abI
ktI
a
d
kbI
kd
ab

Fig. 59.


abI
a
d
abIV
kbII
kw
kd

1.

Fig. 43.

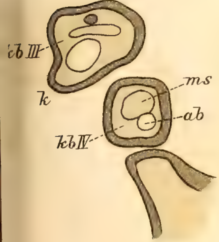
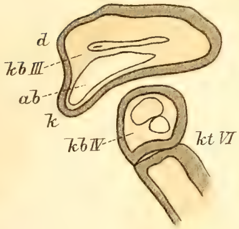

kb III
k
ms
ab
kbIV

Fig. 44.


d
kb III
ab
k
kbIV
kt VI

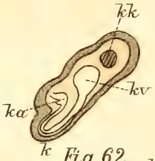


Fig. 60.

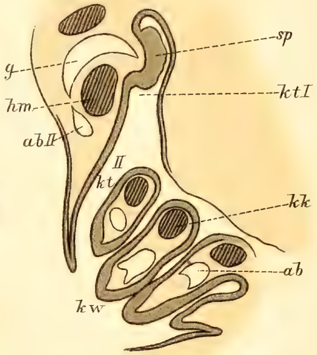
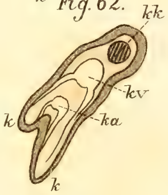

sp
g
ktI
hm
abII
II
kt
kk
ab
kw

Fig. 62.



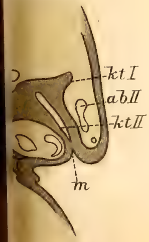

ktI
abII
ktII
m

Fig. 56.

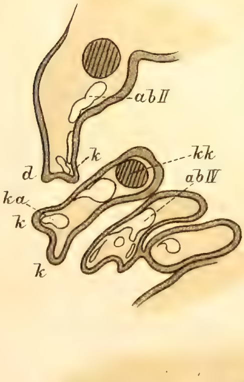

abII
k
kk
d
abIV
ka
k
k

Fig. 57.

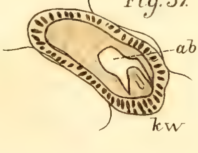
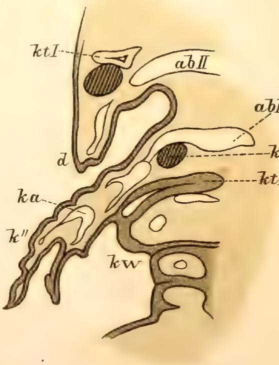


Fig. 55.


ktI
abII
abIII
kk
d
ktIII
ka
k''
kw

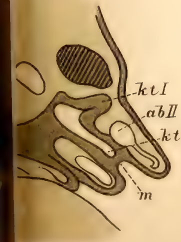
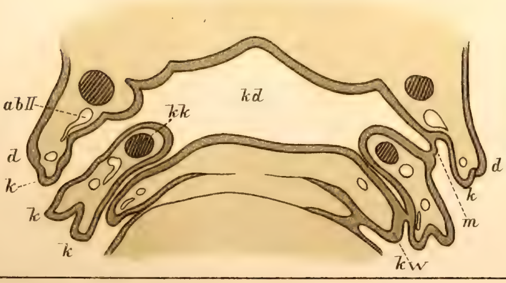

ktI
abII
ktII
m

Fig. 54.


kd
abII
kk
d
k
k
k
d
k
m
kw

n in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig 39.

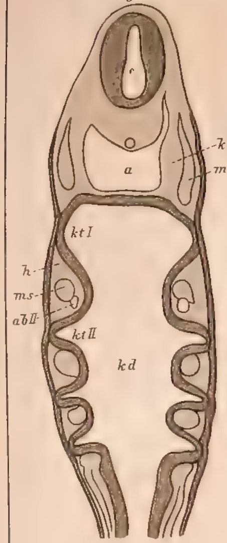

c
a
kf
ms
kt I
h
ms
ab II
kt II
kd

Fig. 40.

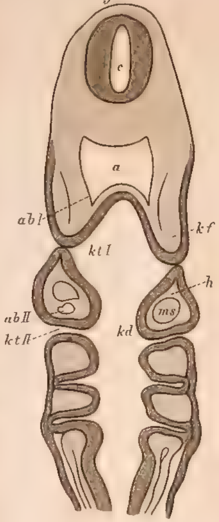

c
a
ab I
kf
kt I
ab II
kt II
h
kd
ms

Fig 41.

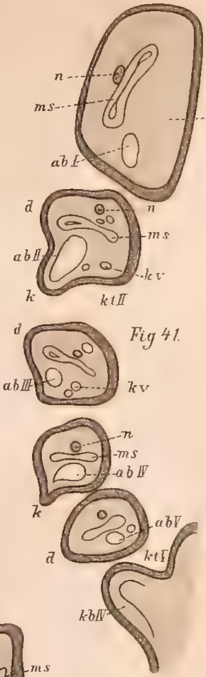

n
ms
kf
ab I
d
n
ms
ab II
kv
k
kt II
d
ab III
kv
n
ms
ab IV
k
ab V
d
kt V
kb IV

Fig 42.

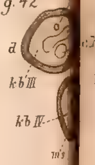
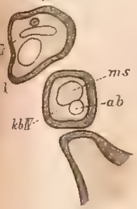

d
kb III
kb IV
ms

Fig 43.



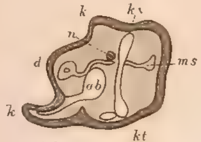

k
kv
n
ms
d
ab
k
kt

Fig 46.

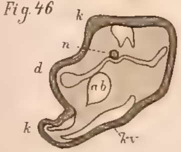


Fig 47.

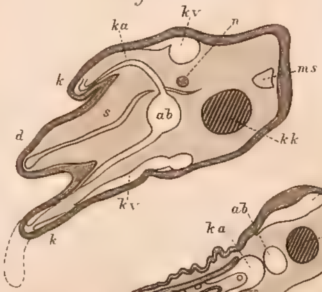

ka
kv
n
ms
k
s
ab
kk
d
kv
k

Fig. 63.

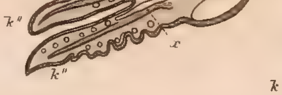
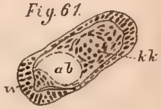

o
ab
ka
kk
k''
x
k''

Fig. 61.



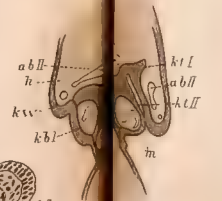

ab II
h
kw
kb I
kt I
ab II
kt II
m

Fig 48.

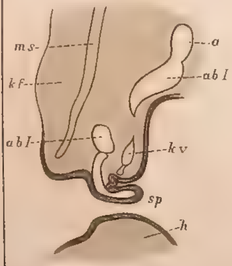

ms
a
ab I
kf
ab I
kv
sp
h

Fig 49.

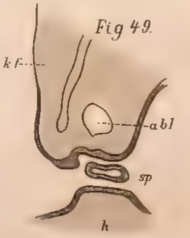
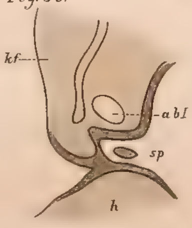


Fig. 50.



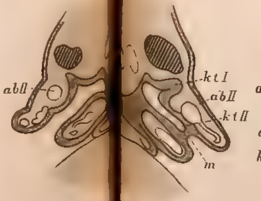

ab II
kt I
ab II
kt II
m

Fig. 58.

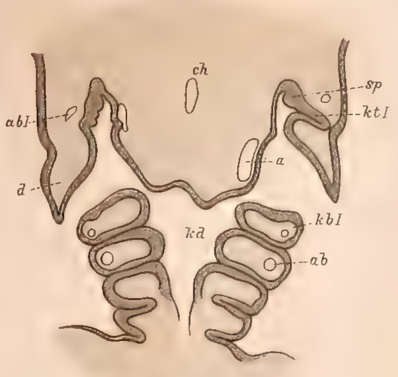

ch
sp
kt I
ab I
a
d
kd
kb I
ab

Fig 59.

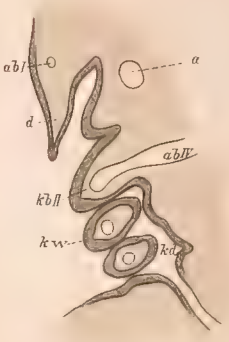

ab I
a
d
ab IV
kb II
kw
kd

Fig. 44.

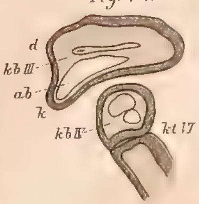

d
kb III
ab
k
kb IV
kt IV

Fig 60.

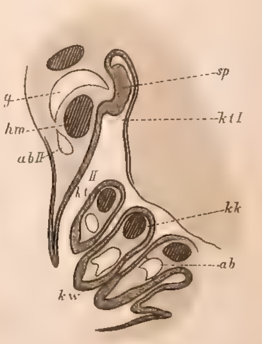

sp
g
kt I
hm
ab II
kt II
kk
ab
kw

Fig. 62.

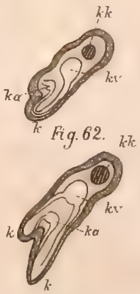

kk
kv
ka
k
kk
kv
k
ka
k

Fig. 56

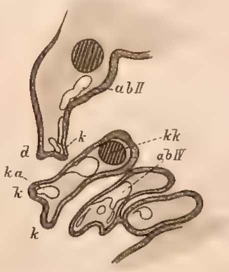

ab II
k
d
kk
ka
ab IV
k
k

Fig. 57.

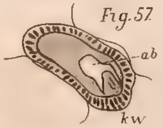


Fig 55.

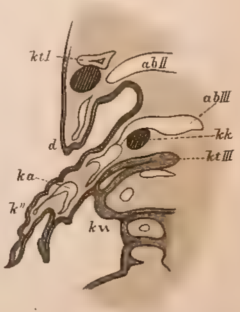
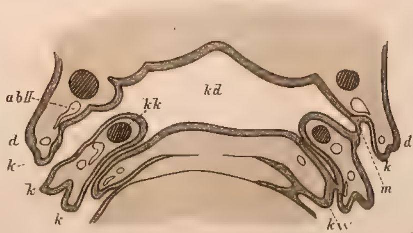

kt I
ab II
ab III
d
kk
kt III
ka
k''
kw

Fig. 54.


kd
ab II
kk
d
k
k
k
d
k
m
kw

501

Fig. 64.

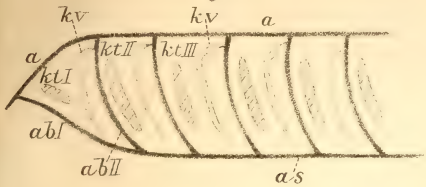

kv
kv
a
a
kt II
kt III
kt I
ab I
ab II
a s

Fig. 65.

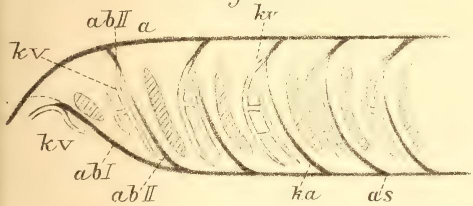

ab II
a
kv
kv
kv
ab I
ab II
ka
a s

Fig. 66.

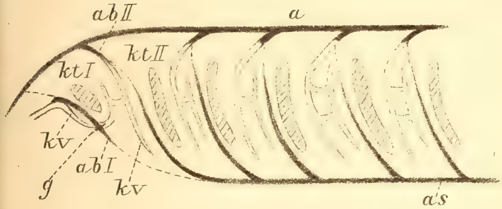

ab II
a
kt II
kt I
kv
ab I
g
kv
a s

Fig. 67.

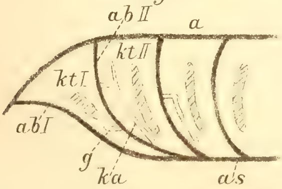

a b II
a
kt II
kt I
ab I
g
ka
a s

Fig. 68.

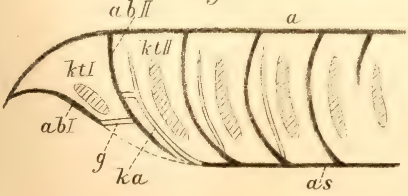

a b II
a
kt II
kt I
ab I
g
ka
a s

Fig. 69.

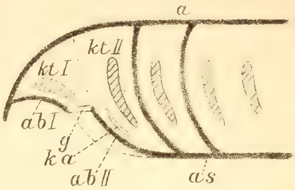

a
kt II
kt I
ab I
g
ka
ab II
a s

Fig. 70.

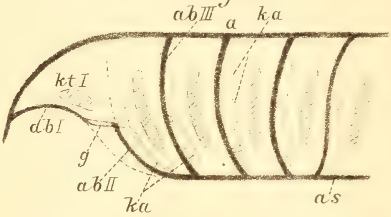

ab III
a
ka
kt I
ab I
g
ab II
ka
a s

Fig. 71.

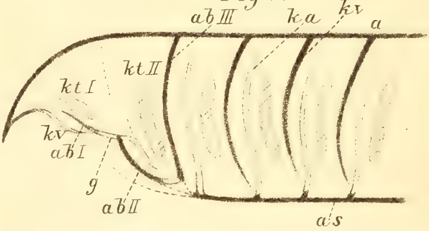
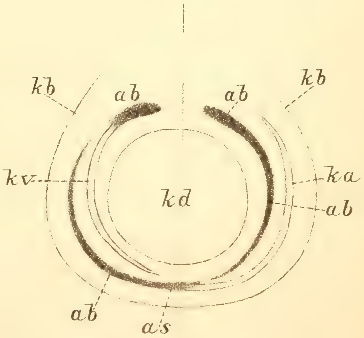

ab III
ka
kv
a
kt II
kt I
kv
ab I
g
ab II
a s

Fig. 72.


kb
ab
ab
kb
kv
ka
kd
ab
ab
a s

A. Götte gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
[illegible] Anst. v. [illegible]

Fig.1.

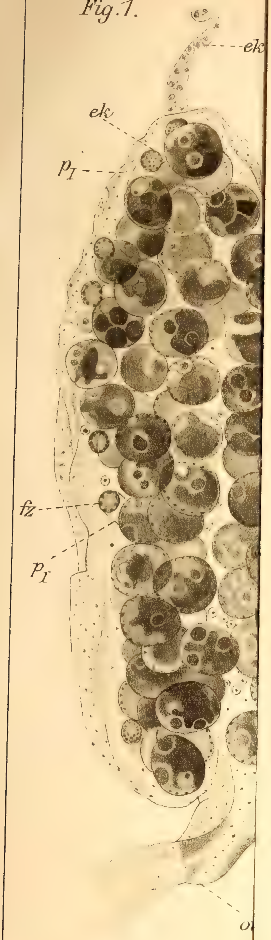
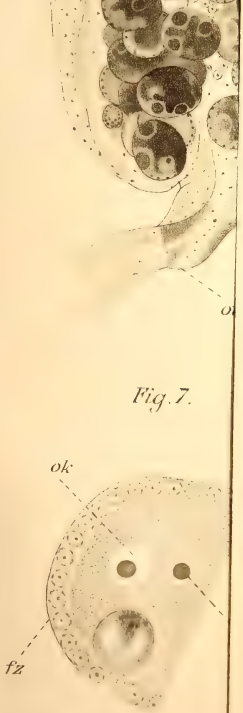

ek
ek
p_I
fz
p_I
o

Fig.7.



N.Kulagin gez.

Fig 1.

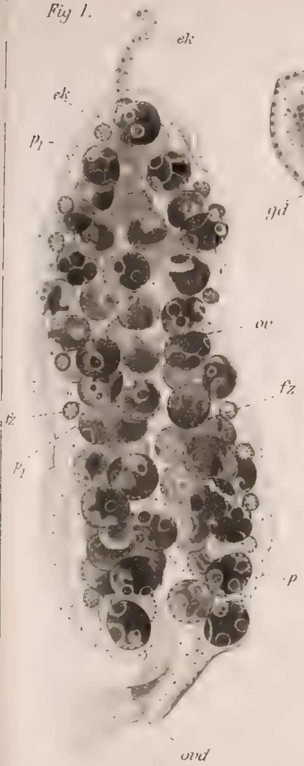

ek
ek
p_1
ov
fz
fz
p_1
p
ovd

Fig 2.

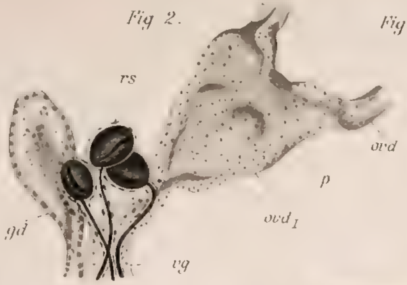

rs
ovd
p
gd
ovd_1
vg

Fig. 3.

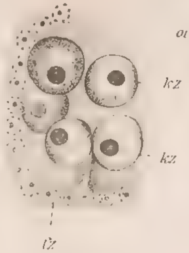


Fig. 4

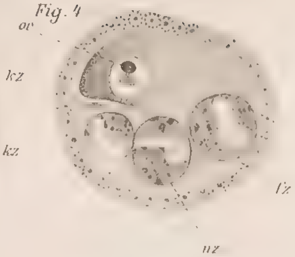


Fig 6

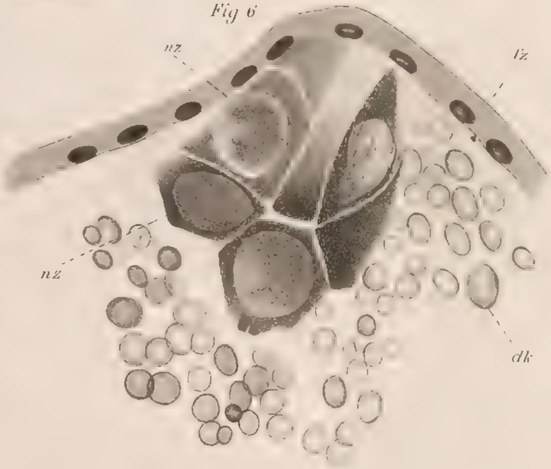


Fig 5

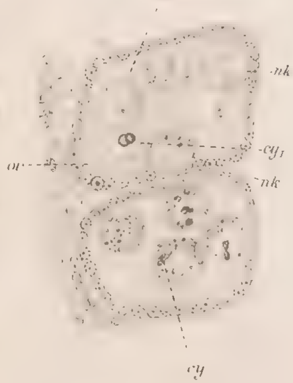

nz
nk
cy_1
ov
nk
cy

Fig 7.

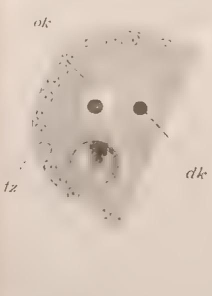


Fig. 8

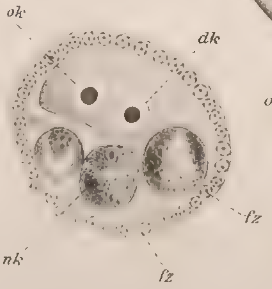

ok
dk
fz
nk
fz

Fig. 9

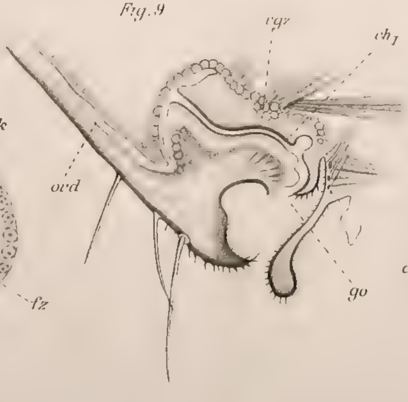
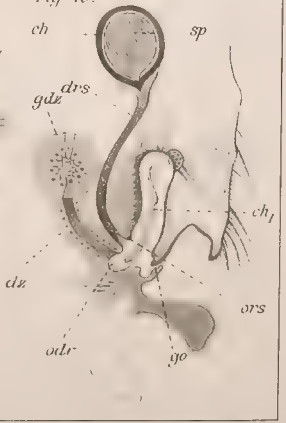

vgz
ch_1
ovd
go

Fig 10.


ch
sp
drs
gdz
ch_1
dz
ors
odr
go

Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 1.

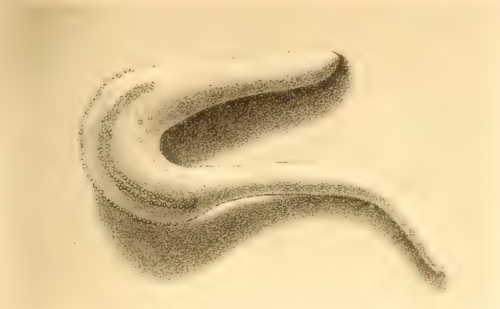


Fig. 11.

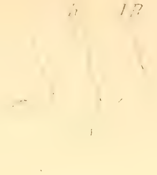


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 8.

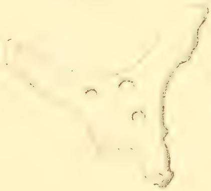


Fig. 2.

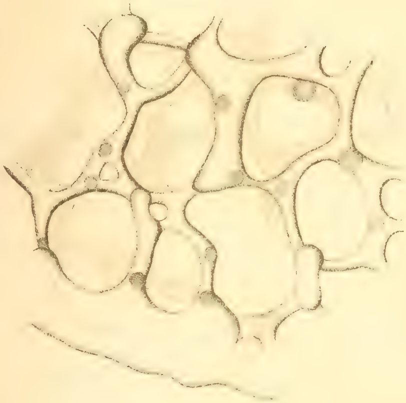


Fig. 3.

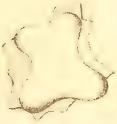


Fig. 12.

Fig. 4.

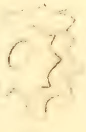


Fig. 5.

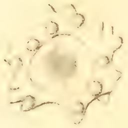


Fig. 6.

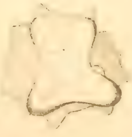
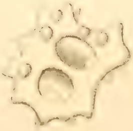


Fig. 7.



Wilhelm Engelmann in Leipzig.

126

Zeitschrift
für
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet
von
Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**
Professor a. d. Universität zu Würzburg
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsechzigster Band

Erstes Heft

Mit 13 Tafeln und 18 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1901.

Ausgegeben den 5. Februar 1901.

Inhalt.

Seite
Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha Pall. Von Joh. Meisenheimer. (Mit Taf. I—XIII und 18 Fig. im Text.) 1

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung	Die Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Vorraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Soeben erschien:

POMPEJI

in Leben und Kunst

von

August Mau.

Gr. 8. ℳ 16.—; in Liebhaberhalbfranzband ℳ 19.—.

Was wir am Ende des Jahrhunderts von Pompeji, seiner Kunst und Kultur wissen, ist in vollendeter und allen Gebildeten zugänglicher Form von dem hervorragendsten Pompejikenner der Gegenwart in diesem Buche dargestellt worden. Viele Abbildungen, meist in Autotypie, und zahlreiche Heliogravüren und Pläne erläutern den Text.

126

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsechzigster Band

Zweites Heft

Mit 8 Tafeln und 9 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1901.

Smithsonian Institution
MAR 1 1901
National Museum

Ausgegeben den 15. Februar 1901.

Inhalt.

Seite

Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Von Julius Gross. (Mit Taf. XIV—XVI und 4 Fig. im Text.) 139

Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Von C. Dawydoff. (Mit Taf. XVII—XVIII und 3 Fig. im Text.) 202

Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien. Von O. Bütschli. (Mit Taf. XIX—XXI und 2 Fig. im Text.) 235

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Vorraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Lehrbuch
der
Anatomie des Menschen
von
C. Gegenbaur
o. ö. Professor der Anatomie und Direktor der anatomischen Anstalt der Universität Heidelberg.
Sechste, verbesserte Auflage.
Zwei Bände.
Mit 713 zum Theil farbigen Holzschnitten.
Gr. 8. geheftet *M* 25.—; in Halbfranz gebunden *M* 29.50.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsechzigster Band

Drittes Heft

Mit 12 Tafeln und 22 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1901.

APR 11 1901
tional Mus

Ausgegeben den 19. März 1901.

Inhalt.

Seite

Studien über das Nervensystem der Lucernariden, nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe. Von N. Kassianow. (Mit Taf. XXII—XXV und 11 Fig. im Text.) 287

Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Von F. Vejdovský. (Mit Taf. XXVI u. XXVII und 1 Fig. im Text.) . 378

Untersuchungen über Hämosporidien. I. Ein Beitrag zur Kenntnis des Genus Haemogregarina Danilewsky. Von Carl Börner. (Mit Taf. XXVIII.) 398

Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Von Johannes Meisenheimer. (Mit Taf. XXIX und 9 Fig. im Text.) 417

Die Innervation des harten Gaumens der Säugethiere. Von Eugen Botezat. (Mit Taf. XXX u. XXXI und 1 Fig. im Text.) 429

Kleinere histologische Mittheilungen. Von R. S. Bergh. (Mit Taf. XXXII und XXXIII.) 444

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Vorraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Delphine 9 *M.* — **Seehunde** 12 *M.* — **Störe** klein ca. 20—30 Pfund 20 *M.* — **Störköpfe** 1.50 *M.* Alles frisch im Fleisch, bei warmer Witterung in Eis verpackt, liefert in unbeschädigten Exemplaren

Bernh. Nehls, Cröslin a. Ostsee.

7126

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsechzigster Band

Viertes Heft

Mit 12 Tafeln und 6 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1901.

Ausgegeben den 28. Mai 1901.

Inhalt.

Se

Über die erste Entwicklung der Krähe (Corvus frugilegus). Von **Paul Mitrophanow**. (Mit Taf. XXXIV u. XXXV und 3 Fig. im Text.) 457

Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Von **August Garbe**. (Mit Taf. XXXVI und XXXVII.) . . 472

Die Entwicklung der Wirbelsäule der weißen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. Von **Armin Weiß**. (Mit Taf. XXXVIII u. XXXIX und 2 Fig. im Text.) 492

Über die Kiemen der Fische. Von **A. Goette**. (Mit Taf. XL—XLIII und einer Fig. im Text.) 533

Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles. Von **N. Kulagin**. (Mit Taf. XLIV.) 578

Über eine neue Holothuriengattung von Neuseeland. Von **Adolf Reiffen**. (Mit Taf. XLV.) 598

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Soeben erschien:

Tierleben der Tiefsee
von
Oswald Seeliger
Professor der Zoologie an der Universität Rostock.
Mit einer farbigen Tafel. gr. 8. ℳ 2.—.

Soeben erschien:

DIE
MEDULLA OBLONGATA
UND DIE
VIERHÜGELGEGEND
VON
ORNITHORHYNCHUS UND ECHIDNA
VON
A. KOELLIKER

MIT 27 ZUM THEIL FARBIGEN ABBILDUNGEN
IM TEXT
gr. 4. 1901. ℳ 16.—.

*913 50

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6145